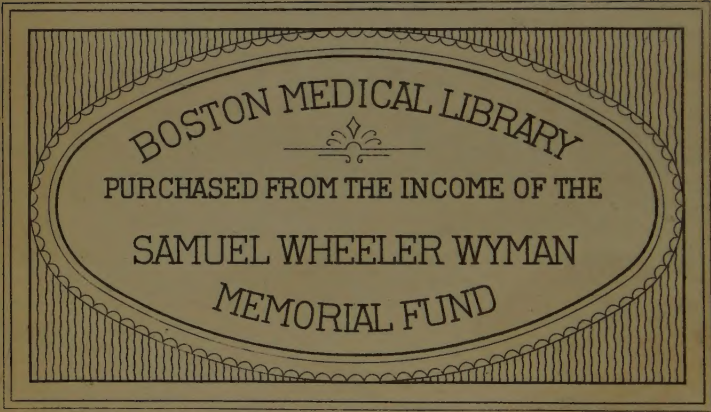





HC 2QA4 S



BOSTON MEDICAL LIBRARY



PURCHASED FROM THE INCOME OF THE

SAMUEL WHEELER WYMAN

MEMORIAL FUND



**Les Problèmes
de l'Hérédité expérimentale**

OUVRAGES DU MÊME AUTEUR

Mutations et traumatismes; action des traumatismes sur la variation et l'hérédité, 248 pages in-8° et 8 planches doubles. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1907, chez F. Alcan, Paris.

Traduction française, sous le titre **Espèces et Variétés**, de l'ouvrage de M. Hugo de Vries; *Species and varieties, their origin by mutation*, 1908, 550 pages in-8°. F. Alcan, Paris.

L'amélioration des Crus d'Orges de Brasserie. Paris, 1910, 22 bis, avenue de Wagram, 288 pages in-8°.

La Notion d'espèce et la disjonction des hybrides, d'après Charles Naudin. *Progressus Rei botanicæ*, 1911, 91 pages in-8°.

Les Transformations brusques des êtres vivants. *Bibliothèque de Philosophie scientifique*. Paris, E. Flammarion, 1911, 353 pages in-12 et 49 figures.

L'Hérédité des maladies des plantes et le Mendélisme, *Congrès de Pathologie comparée*. Paris, 1912, 62 pages in-8°.

Le Perfectionnement des Plantes, *Bibliothèque de Culture générale*. Paris, E. Flammarion, 1913, 192 pages in-12 et 30 figures.

Valeur spécifique des divers groupements de Blés (*Triticum*). *Mémoires du Laboratoire de Biologie agricole de l'Institut Pasteur*. Mémoire I, 100 pages, 12 figures et 2 planches. Paris, 25, rue Dutot, 1914.

✓
L. BLARINGHEM

CHARGÉ DE COURS A LA SORBONNE

PROFESSEUR AU CONSERVATOIRE NATIONAL DES ARTS ET MÉTIERS

19051

Les Problèmes de l'Hérédité expérimentale

Avec 20 figures dans le texte.

<p>Caractères discontinus et caractères fluctuants. Lignées pures et lignées croisées. Matériel de l'étude expérimentale de l'hérédité. Hérédité normale et fluctuante. Hybrides mixtes en mosaïque et unilatéraux. Hérédité alternante ou hérédité mendélienne. Domaines de l'hérédité mixte et de l'hérédité alternante.</p>

PARIS

ERNEST FLAMMARION, ÉDITEUR

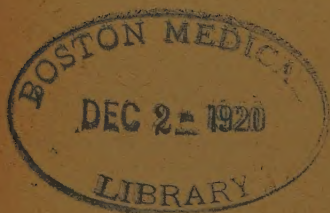
26, RUE RACINE, 26

1919

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction réservés
pour tous les pays.

2. Am. 185-

1844/8y



Droits de traduction et de reproduction réservés
pour tous les pays.

Copyright 1919,
by ERNEST FLAMMARION.

PRÉFACE

Cet ouvrage a été conçu et rédigé en 1913¹. Il est le résultat des lectures, des expériences et des réflexions faites au cours de dix années de recherches et d'enseignement sur l'Hérédité des Végétaux cultivés et de quelques Animaux domestiques.

En donnant cet exposé des Problèmes actuels de l'Hérédité expérimentale, j'ai surtout cherché à mettre en évidence plusieurs catégories de faits et à en fournir un classement logique. J'ai voulu retenir l'attention non seulement sur les découvertes réalisées au cours des quinze dernières années, mais encore sur celles qui ont été élaborées au cours du siècle passé. Les Génétistes modernes ne tiennent pas suffisamment compte, à mon avis, des résultats remarquables obtenus par les hybrideurs français au milieu du XIX^e siècle; j'ai pris à cœur de réparer cet oubli, qui n'est pas toujours involontaire, en donnant le développement qui convient aux phénomènes d'Hérédité mixte, d'Hérédité en mosaïque et d'Hérédité unilatérale qui sont ordinairement méconnus ou laissés dans l'ombre dans les ouvrages publiés depuis 1900.

Mon attention a été tout particulièrement attirée

1. L'impression de cet ouvrage, annoncée dès le printemps de 1914, a été retardée d'abord par une mission que j'accomplis en avril-mai de cette année dans les Oasis du Sud-Algérien, puis par la guerre.

sur l'opposition de la continuité et de la discontinuité en biologie, sur la distinction qu'il y a lieu de faire entre les variations physiques et les combinaisons chimiques par M. René Berthelot, qui a traité de ces questions dans ses cours de la Sorbonne de 1911 à 1913. J'ai souvent eu l'occasion de les discuter avec lui à propos des expériences mêmes décrites dans ce livre dont il suivait l'exécution. Je tiens à lui rendre hommage de la nouveauté des conceptions qu'il a éveillées dans mon esprit et à l'en remercier.

Paris, le 25 décembre 1918.

L. BLARINGHEM.



INTRODUCTION

Définitions sommaires. — Nature, valeur et limites du legs. — Caractères discontinus et caractères fluctuants. — Lignées pures et lignées croisées. — Matériel de l'étude expérimentale de l'hérédité. — Distinction des divers modes d'hérédité : hérédité normale; hérédité mixte, hérédité en mosaïque et hérédité unilatérale; hérédité alternante. — Domaines de l'hérédité mixte et de l'hérédité alternante.

Hériter, au sens commun du mot, veut dire recevoir ou tenir de ses parents, de ses prédécesseurs, un bien, des qualités physiques ou morales. En biologie, le mot *hérédité* a un sens beaucoup plus précis; c'est toujours la transmission des caractères morphologiques et des qualités physiologiques d'un individu à sa descendance vraie, suivie au cours de générations plus ou moins nombreuses.

Toutes les difficultés à résoudre dans l'étude de l'hérédité peuvent donc être rapportées à deux catégories de problèmes essentiellement différents:

Soit à des *indécisions sur la nature, la valeur et les limites du legs*;

Soit à des *confusions dans le degré de parenté* qui unit ceux qui donnent à ceux qui reçoivent l'héritage.

■
* *

Les ressemblances et les divergences des enfants comparés aux parents sont multiples et les natu-

ralistes ont défini des degrés dans l'importance des traits communs à deux individus unis par une parenté plus ou moins étroite.

Les *caractères* ont tout d'abord servi à répartir les êtres dans les groupes de la *classification artificielle* de Linné, puis dans la *Classification naturelle* adoptée depuis plus d'un siècle après les travaux des de Jussieu et de Cuvier; ils ont permis de distinguer des Embranchements, des Classes, des Ordres, des Familles et des Espèces dont la valeur est purement systématique; choisis de telle sorte que les enfants, les petits-enfants et les descendants de degré éloigné les présentent avec la même netteté que les parents, ils ne jouent en réalité aucun rôle dans l'étude expérimentale de l'hérédité, parce qu'ils sont toujours transmis sans variation sensible.

L'effort de comparaison qu'ils ont provoqué a mis en évidence une règle d'une importance capitale en biologie, la *subordination des caractères* échelonnés par degrés d'importance relative, les caractères les plus généraux entraînant comme corollaires la présence d'une série de particularités moins apparentes ou moins bien définies.

L'étude des *caractères spécifiques*, au sens qui leur est donné dans les classifications, ne rentre pas dans le cadre général des recherches expérimentales de l'hérédité, sauf toutefois dans des cas très rares, mis en relief par les publications de M. Hugo de Vries sous le titre suggestif de *Mutations*.

Ces anomalies aux lois les plus générales de l'hérédité ne doivent pas être étudiées en détail dans cet ouvrage¹; mais il est commode d'en examiner un

1. Elles ont fait l'objet d'un exposé détaillé dans un volume de la *Bibliothèque de Philosophie scientifique*, sous le titre *Les Transformations brusques des êtres vivants*, par L. Blaringhem, Paris, 1911, 354 pages, 49 figures.

exemple pour montrer rapidement l'importance relative des caractères spécifiques et pour établir que ces caractères nouveaux, une fois possédés par une lignée, constituent, au même titre que les caractères spécifiques, un élément de l'héritage commun à tous les individus classés dans l'espèce nouvelle.

La plante mutante *Capsella Viguierei* Blaringhem, récemment découverte (1907) dans l'espèce commune des Bourses à pasteur (*Capsella Bursa-pastoris* Moench) fournit un exemple de subordination. Elle appartient manifestement au groupe systématique des Crucifères, dont elle possède le port, la rapidité de croissance, l'aspect général et jusqu'aux particularités du diagramme floral, enfin la répartition des faisceaux vasculaires et les cellules spécialisées caractéristiques de cette famille. Par l'ensemble des caractères des rosettes de feuilles, de la ramification des tiges et des grappes florales, par le nombre et la position des organes de la fleur, elle doit être incontestablement classée dans l'espèce systématique *Capsella Bursa-pastoris*, répandue dans le monde entier sur les tas de décombres, dans les sentiers et les jardins des lieux habités; elle en diffère seulement par la forme spéciale de ses feuilles, par la condensation très marquée des rameaux de ses grappes florales, par la couleur des jeunes boutons floraux et surtout par ses fruits à quatre valves.

En examinant attentivement les formes, assez nombreuses, de Bourse à pasteur qui vivent sur le territoire français, on trouve cependant des affinités marquées entre *Capsella Viguierei* et certaines populations croissant sur les plateaux élevés des Alpes et des Pyrénées. L'espèce élémentaire *Capsella rubella* possède les mêmes feuilles luisantes et presque dépourvues de poils, les teintes rougeâtres,

un peu fugaces de ses grappes florales et la lenteur à monter en fleurs et en graines qui caractérisent *Capsella Viguieri*. Il n'est pas douteux, et les circonstances particulières de sa découverte confirment cette hypothèse, qu'elle représente une lignée particulière de l'espèce élémentaire *Capsella rubella* dont elle porte tous les traits, sauf la condensation extraordinaire de ses grappes florales qui va presque toujours jusqu'à la fascie et la constitution très particulière de l'ovaire et du fruit (fig. 1, *vi*) qui diffère totalement de ceux de l'espèce souche (fig. 1, *bp*).

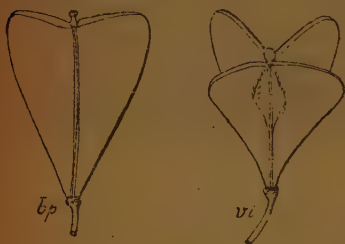


Figure 1.

A cause de ces derniers caractères, les botanistes classificateurs ne peuvent la placer dans l'espèce, ni même dans la tribu des Capselles ordinaires; en toute logique, ils doivent la regarder comme le

type d'une tribu nouvelle de la grande famille des Crucifères.

D'après les travaux remarquables de Gaertner (1766), la forme des fruits, la constitution organogénique de l'ovaire sont des caractères fondamentaux des genres et des familles végétales. Or, il ne peut y avoir de confusion possible à ce point de vue entre un individu de la lignée nouvelle *Capsella Viguieri* et les individus si communs de la Bourse à pasteur. Ceux-ci offrent toujours des fruits à deux renflements et, à maturité, la chute des deux valves et des graines permet de voir sur le pédoncule floral, une ogive (fig. 2, *bp*) formée par deux faisceaux vasculaires lignifiés réunis par une cloison transparente donnant à l'ensemble l'aspect d'une raquette d'en-

fant. Chez *Capsella Viguieri*, les quatre renflements ou valves se détachent du fruit mûr et laissent une charpente composée de quatre arcs ligneux réunis par quatre membranes donnant à l'ensemble l'aspect d'une massue (fig. 2, vi).

Même dans l'examen des fleurs avortées, qui sont fréquentes chez les Bourses à pasteur, on reconnaîtra les représentants de la lignée nouvelle à l'épanouissement de l'axe central du pédoncule en quatre massifs cellulaires lignifiés et distincts. Les diagnostics *fruits à deux valves* pour la Bourse à pasteur ordinaire, *fruits à quatre valves* pour la lignée mutante, sont donc tout à fait précises et ne laissent place à aucune hésitation. La discontinuité¹ est profonde et pour cette seule raison, il est très facile d'en vérifier la transmission héréditaire, non seulement sur chaque individu, mais sur chaque fleur, sur chaque bouton floral de tous les individus de la lignée.

Une comparaison plus approfondie des Bourses à pasteur ordinaires et des *Capsella Viguieri*, qui croissent spontanément et en mélange dans les sentiers de la Station de Physique Végétale du Collège de France, à Meudon (Seine-et-Oise), m'a permis de reconnaître d'autres divergences, moins marquées



Figure 2.

1. La discontinuité qui consiste en la substitution de quatre parties à deux parties dans un organe aussi essentiel que le fruit présente encore ce fait remarquable que l'équilibre des parties est conservé dans la forme anormale : je suis convaincu que la cause réelle de la transmission héréditaire complète sans aucun retour atavique du caractère nouveau réside dans le fait que le nombre quatre, double de deux, ne modifie en rien la symétrie florale du type Crucifère.

pour le profane, aussi profondes et aussi importantes aux yeux du naturaliste exercé à apprécier la valeur des caractères spécifiques. Les feuilles (fig. 3, vi) de *Capsella Viguierei* sont simples, rugueuses et



Figure 3.

luisantes; les groupes qu'elles forment à la base des tiges sont des rosettes denses au centre desquelles les jeunes boutons floraux font contraste par leur teinte rouge vif. Grâce à ces particularités, on les distingue plusieurs mois avant le développement des tiges et des axes floraux des rosettes de la Bourse à pasteur ordinaire dont les feuilles sont dentées et même lobées dès leur jeune âge (fig. 3, bp). Néanmoins, on trouve des individus particulièrement vigoureux de l'espèce com-

mune, à feuilles à peine dentées, nombreuses et condensées en rosettes serrées. Il n'est pas rare non plus de voir croître de jeunes *Capsella Viguierei* à l'ombre d'une muraille, sous une feuille d'arbre que la pluie ou le pied du jardinier a fixée au sol; à l'abri d'une lumière trop vive, la teinte rouge des jeunes sépales s'atténue, devient imperceptible; elle est alors à peine distincte de la teinte jaune verte des jeunes grappes de la Bourse à pasteur ordinaire.

Peut-on dire que l'hérédité de ces caractères fugaces, feuilles simples, couleur rouge des jeunes grappes, est moins marquée que celle des fruits à

quatre ou à deux valves? Non; la transmission des parents aux enfants de ces groupes de caractères différentiels est complète, absolue et, depuis 1907, malgré des observations répétées et des recherches multipliées, il n'y a pas eu d'hésitation possible à leur sujet.

Mais la forme des feuilles, les teintes des grappes jeunes sont des caractères moins bien délimités que la forme des fruits; ils se modifient avec l'âge des plantes, évoluent puis disparaissent sans laisser de traces, et, pour cette raison seule, il semble à l'observateur inexpérimenté que la transmission de ces caractères est moins nette, qu'elle n'est pas absolue au même titre que celle de la charpente solide et durable des fructifications.

L'étudiant placé pour la première fois devant les deux formes de Capselles affirmera la transmission intégrale de la forme des fruits des parents aux enfants; il admettra la probabilité de la transmission de la forme des feuilles et doutera de la régularité de la transmission de la couleur des jeunes grappes. Deux ou trois années d'observation et la culture de milliers d'individus seront nécessaires pour le convaincre de l'identité de transmission héréditaire de ces trois catégories de caractères.

Quelle est la cause de cette incertitude? Les règles de l'hérédité sont-elles en défaut? Il n'en est rien. Pour tous les *caractères spécifiques*, la transmission est complète, totale, absolue. Mais la précision des mots employés pour décrire les diverses catégories de caractères est très différente, et cette indécision dans les mots cause le sentiment de vague et détermine l'hésitation de l'étudiant. Les fruits offrent deux ou quatre valves, deux ou quatre arcs ligneux dans leur charpente; les feuilles sont plus ou moins dentées, ou profondément échancrées; les jeunes grappes de fleurs ont une teinte jaune-

verdâtre ou une teinte vert foncé ou rougeâtre. L'énoncé seul de ces propositions exprime la différence des appréciations : catégoriques dans le premier cas et ne laissant place à aucune discussion, affirmatives mais réservées pour les suivants à cause de l'imprécision même des mots qui traduisent les caractères examinés.

Or les mots imprécis sont le résultat d'une longue et commune expérience. Tout le monde sait que la forme des échancrures des feuilles varie beaucoup avec l'âge et selon leur position sur la plante, qu'elle est plastique et dépend d'une foule de circonstances. Pour ne pas fatiguer leurs lecteurs, les botanistes descripteurs ont adopté de nombreux qualificatifs pour traduire cette plasticité : échancrées, dentées, séquées, pennatiséquées, etc... Les hésitations sont plus grandes encore lorsqu'il faut décrire la teinte superposée aux verts, car tous les organes des jeunes bourgeons sont fondamentalement verts ; ce qui varie c'est une tonalité tirant sur le jaune dans un cas, sur le rouge dans un autre. N'est-ce pas la principale beauté de la végétation d'automne que cette profusion de degrés dans les tonalités vertes, jaunes, rouges sur les mêmes arbres ? N'a-t-on pas le souvenir d'avoir suivi de jour en jour et presque d'heure en heure la métamorphose des teintes qui précède la chute des feuilles et des fleurs ? La succession habituelle de ces coloris sur l'ensemble des végétaux fait rejeter *à priori*, pour la distinction des Bourses à pasteur, des caractères qui sont pourtant, à l'œil exercé du naturaliste, aussi importants que le saut de deux à quatre organes ; le naturaliste lui-même tombe dans le vague, dès qu'il veut exprimer sa pensée, car il emploie nécessairement la langue commune pour traduire ses observations et les mots propres lui font défaut.

Discontinuité ici, et l'esprit humain habitué à la

permanence dans le temps et dans l'espace de ces discontinuités ne doute pas de leur hérédité intégrale ; apparente continuité là, et une longue expérience de la confusion des caractères analogues dans la nature accuse davantage l'imprécision des choses vues. Les mots eux-mêmes offrent de la netteté, s'ils expriment des discontinuités marquées ; ils restent vagues, si les caractères qu'ils qualifient sont ordinairement fugaces.

Les règles de la ressemblance des enfants aux parents n'échappent pas à l'habitude et au langage. L'hérédité *paraît* dominée par la nature du caractère à juger. Je dis *paraît*, car c'est le but de la science de l'hérédité de montrer l'inexactitude de ces incorrections de jugement et de langage. Les caractères sont hérités ou ne le sont pas ; il n'y a pas de demi-transmission.



En plus des caractères spécifiques, les êtres vivants offrent un grand nombre de particularités, plus ou moins accentuées selon les circonstances de la levée, de la croissance et de la nourriture, selon les variations de la saison et du climat. Pour traduire l'inconstance du degré de développement de ces particularités, on adopte le qualificatif de *fluctuant* : tels sont la taille, le poids, les besoins et la productivité des plantes d'un lot de Capselles, le nombre de fleurs et de fruits des grappes, la taille et le poids des fruits et des graines, le degré de ramification des racines et parallèlement leur capacité d'absorption des solutions nutritives du sol, les poids d'eau transpirée qui sont en relation avec le nombre et la surface des feuilles. Dans le Règne animal, dont les fonctions sont plus complexes, la multiplicité des caractères fluctuants est encore plus marquée.

Or, la plupart des caractères de croissance et de productivité qui viennent d'être rappelés jouent le rôle prépondérant dans la production agricole et dans l'élevage du bétail. Leur imprécision pourrait faire croire que les règles de l'hérédité ne pourront leur être appliquées ou tout au moins seront si confuses, qu'il sera impossible d'en tirer parti pour l'analyse méthodique des épreuves et pour la recherche des conditions favorables à l'amélioration des animaux domestiques et des plantes cultivées.

Heureusement, il n'en est rien; l'hérédité des caractères fluctuants est complète; les tendances à donner plus de fruits, à exiger plus de soins, à résister davantage aux intempéries et aux maladies sont transmises, sans doute possible, par les parents aux enfants et c'est sur cette transmission immédiate, bien plus que sur la variation brusque des caractères discontinus, que repose la sélection artificielle. Darwin a montré que ces facteurs jouent un rôle capital dans la sélection naturelle des individus et la ségrégation des lignées sauvages.

Mais si les règles de l'hérédité s'appliquent dans tous les cas et dans toute leur rigueur, les difficultés qui surgissent lorsqu'il faut en tirer parti sont énormes, quoique surmontables. Avec les caractères fluctuants, il faut avant tout préciser la nature des oscillations, faire des dénombrements rigoureux, imaginer des appareils de mesure appropriés, pour préciser l'étendue des limites de la fluctuation et en suivre méthodiquement la succession.

On a reconnu, au milieu du siècle dernier, que l'analyse des propriétés fluctuantes exige, de même que l'étude des propriétés physiques de la matière, la définition d'unités, de degrés évalués avec des échelles portant des zéros, des maxima et des minima. Et de suite, on a établi que les points cri-

tiques de la variabilité fluctuante sont fixés pour des conditions déterminées.

La transmission des parents aux enfants des limites et des points critiques de la fluctuation a lieu intégralement tout comme s'il s'agissait de caractères morphologiques discontinus; les tendances à osciller entre des limites définies sont des attributs naturels et stables des lignées. Dans beaucoup de cas même, on a pu constater que les fluctuations dans l'espace sont sensiblement plus fortes que celles qui se produisent dans un lieu donné pendant une longue suite de générations.

Cette dernière règle, qui domine tous les phénomènes connus sous le nom d'Hérédité acquise, joue un rôle capital dans la lutte contre la dégénérescence des meilleures races. Elle ne rentre pas dans le cadre des études de l'hérédité au sens propre du mot et il n'en sera pas davantage question dans cet ouvrage.



Les difficultés de langage étant exposées, il reste à définir le matériel d'étude qui permettra de mettre en évidence les règles actuellement connues de l'hérédité.

Il importe de chercher, comme dans les sciences chimiques, un ou quelques procédés donnant dans des cas choisis une certitude aussi complète que possible, puis d'analyser, par l'application des mêmes procédés à des cas de plus en plus compliqués, les diverses modalités que l'étudiant des règles de l'hérédité peut avoir à traiter, soit pour l'édification d'une théorie générale, soit pour la solution de problèmes pratiques.

Le réactif le plus sûr de toutes les recherches de l'hérédité est la *lignée pure pédigrée*, c'est-à-dire un lot d'individus descendant en ligne directe et

connue, d'un couple unique d'êtres choisis à cause de leur ressemblance parfaite entre eux et avec leurs enfants. Comme les végétaux fournissent de nombreux exemples d'une fécondité illimitée à partir d'un seul individu, c'est par des exercices avec les lignées pures pédigrées végétales qu'il faudra habituer l'esprit à concevoir les expériences et à mettre en évidence les points délicats et incertains des nombreuses lois de l'hérédité.

Or, les preuves de la transmission héréditaire de toutes les qualités de l'ascendant aux enfants sont si nettes, dans l'examen de la plupart des lignées pures végétales, que leur recherche superficielle ne présente aucun attrait, malgré l'importance du fait, tant au point de vue pratique que théorique. Avec des lignées dérivées d'un croisement, au contraire, toutes les déductions peuvent être contestées et les raisonnements renversés; mais cette indécision même ouvre un tel champ à l'imagination du chercheur qu'il se cantonne volontiers, presque exclusivement, dans l'examen de ces cas difficiles et insolubles directement.

En résumé, malgré les entraînements de l'imagination, il faut toujours soumettre à l'épreuve de l'analyse par lignées pures pédigrées toute règle, vraie ou prétendue telle, établie à la suite [d'expériences ou d'observations faites avec des lignées impures, même lorsqu'il s'agit d'individus dont la fécondité illimitée n'est assurée que par la fécondation croisée.

L'importance de cette précaution est telle que je crois devoir consacrer le premier livre de cet ouvrage à la comparaison de l'*Hérédité normale* chez les lignées pures pédigrées et chez les lignées à ascendance hétérogène.

Les cas d'hérédité exceptionnelle résultant du métissage et de l'hybridation fournissent d'ailleurs

sur la nature des lois de l'hérédité des arguments précieux pour une généralisation des règles à tous les groupes d'individus capables de donner par leur croisement une descendance fertile ou non. Jusqu'à la fin du xix^e siècle, les expérimentateurs s'étaient cantonnés le plus souvent dans la réalisation, parfois pénible, de fécondations entre individus appartenant à des espèces aussi divergentes que possible et parfois à des genres différents. La limite de leurs essais fut la stérilité de l'union; même alors, les difficultés insurmontables au point de vue de la vérification de la transmission des caractères ont donné lieu à un examen critique délicat, mais très suggestif, des circonstances qui accompagnent l'avortement et des causes immédiates de l'incompatibilité des individus rapprochés.

Ainsi, les règles de l'hérédité s'appuient sur les faits les plus communs, pour lesquels l'emploi des lignées pures pédigrées fournissent des preuves évidentes de leur réalité, et sur des faits exceptionnels dans la nature, presque toujours provoqués dans les Laboratoires de recherches expérimentales, ou dans les Établissements de sélection, souvent aussi dans les pépinières des Collections particulières, car la rareté des individus aberrants contribue pour une part au renom de ces Collections.

Il est naturel d'admettre que les règles valables pour les lignées pures pédigrées et pour les cas extrêmes donnant des produits stériles seront valables pour toute la série des termes qui y sont compris et auxquels on a réservé les noms de *lignées pures*, *lignées croisées*, *populations*, *variétés* et *espèces élémentaires*¹. Ce sont des groupes délimités

1. Pour éviter la majeure partie des inconvénients qui résultent de la multiplicité des définitions du mot *espèce*, j'admets, dans cet ouvrage, que les limites de l'espèce sont fixées par la fécondité illimitée des produits résultant de l'en

par des élevages prolongés de toutes les variations et de toutes les formes de la nature, selon la méthode critique si précise que le botaniste lyonnais Jordan a mise en honneur.

Il ne s'agit pas ici, en effet, de classer les êtres vivants selon leurs traits généraux, ni de rechercher leurs affinités probables, lointaines ou immédiates, mais bien d'exposer, aussi clairement que possible, les règles de la transmission des caractères des parents aux enfants et aux petits-enfants et cela durant un nombre limité de générations, par exemple, durant le nombre de générations qu'il est permis à un expérimentateur consciencieux de suivre au cours d'une longue carrière.

En particulier, sont hors du domaine de cette étude les discussions relatives à la transmission, presque toujours complète dans les limites de temps imposées, des caractères définissant les Embranchements, les Classes, les Ordres et les Genres de même que les recherches faites pour légitimer la valeur des critères définissant les espèces systématiques.

Les *retours ataviques* constituent entre autres des phénomènes qu'on pourrait classer dans le domaine de l'hérédité expérimentale. Il en est bien ainsi dans les cas de réapparition, à quelques générations de distance, de caractères simples, qu'il faut supposer transmis à l'état latent pendant un nombre limité de fécondations successives et qui se montrent, en

tre-croisement de ses membres. C'est la définition classique d'Auguste-Pyrame de Candolle, pour qui l'espèce est « la collection de tous les individus qui se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent à d'autres ; qui peuvent, par une fécondation réciproque, produire des individus fertiles et qui se reproduisent par la génération, de telle sorte qu'on peut par analogie les supposer tous sortis originellement d'un seul individu ». *Théorie élémentaire de la Botanique*, Paris, 1813, p. 157.

apparence subitement et dans toute leur force, sur un nombre plus ou moins considérable d'individus de la lignée. Mais il faut écarter de cette étude les caractères anormaux de certains genres ou de certaines espèces, que la théorie de l'Évolution invoque comme une transmission lointaine et sans périodicité définie.

Un exemple : dans un certain nombre de lignées de Maïs de mes cultures à graines jaunes, il apparaît quelques pieds à graines rouges ; les données de mes livres de culture ne me permettent pas de retrouver un ancêtre à graines rouges en remontant à sept générations. Néanmoins, je suppose que cet ancêtre existe, qu'il intervint à la huitième, à la neuvième, tout au plus à la dixième génération ; par l'analyse des conditions dans lesquelles se produit le retour, par le rapprochement de cas, en apparence sporadiques et irréguliers, je réussis à évaluer avec une assez grande probabilité le pourcentage des plantes à graines rouges qui dériveront de ces lignées et même à fixer la proportion des plantes à graines rouges et des plantes à graines jaunes qui résulteront de la semaille des graines d'un épi rouge. Ces retours ataviques confirment des règles expérimentales établies avec rigueur par des croisements convenablement choisis.

Dans les mêmes lignées de Maïs, se développent souvent, sur des bourgeons latéraux issus de la souche principale, ou encore, sur la tige principale elle-même, des grappes mixtes à fleurs femelles fécondes dispersées à la base des rameaux portant les fleurs mâles du type. Comme je l'ai montré en 1907¹, ces grappes terminales à sexes mélangés sont caractéristiques, à quelques détails près, des

1. L. Blaringhem. Action des traumatismes sur la variation et l'hérédité. *Mutation et Traumatismes*. Paris, 1907, p. 150-223 et planche VIII.

grappes florales normales d'une Graminée des Hauts plateaux du Mexique *Euchlaena mexicana*, qui y vit à l'état spontané, sinon à l'état sauvage. Il y a de nombreuses raisons de croire que les grappes florales bisexuées du Maïs sont des retours ataviques à un des ancêtres sauvages présumés du Maïs cultivé. Mais il est impossible de l'affirmer avec certitude et les épreuves expérimentales de croisement qui ont donné le *Zea canina* Sereno Watson, issu d'une combinaison par hybridation entre des individus des genres *Zea* et *Euchlaena*, n'apportent pas une preuve décisive à ce sujet, ni même une indication quelconque sur les tendances spéciales de certaines lignées du Maïs.

Pour rester dans les limites de l'étude des lois expérimentales de l'hérédité, il y a lieu de tenir compte des cas d'atavisme relatifs à la couleur des graines qui définissent des *variétés* et de laisser de côté l'atavisme constaté sur les grappes florales qui met en relief une liaison hypothétique entre des genres de Graminées.

*
* *

Nous pouvons maintenant passer en revue les principaux sujets exposés dans cet ouvrage.

Après une étude rapide de l'hérédité normale et fluctuante présentée par les lignées pures pédigrées, j'expose avec quelques détails les travaux de Galton et de Pearson qui ont fourni des règles numériques de la transmission des tendances des parents aux enfants. Ces règles ne sont applicables qu'aux caractères continus et fluctuants ; mais il est possible de les établir avec une rigueur algébrique qui conduit à la découverte de séries de termes décroissants dont les valeurs correspondent à l'influence relative des parents, des grands-parents et des aïeux à des degrés divers. Les séries numériques four-

nissent des renseignements précieux pour la conduite des essais de sélection horticole ; elles perdent une partie de leur rigueur, sans manquer toutefois d'intérêt, lorsqu'on les applique à la persistance de qualités morales et intellectuelles.

Dans le livre deuxième j'oppose à l'hérédité normale caractérisée par la fécondité illimitée et naturelle, l'hérédité mixte offerte par certains hybrides expérimentaux qui sont le point de départ de nouvelles formes stables.

Ce mode très singulier de combinaison des qualités héréditaires des lignées pour la construction de nouveaux types indéfiniment féconds est certainement très répandu dans la nature. Mais il ne peut être mis en évidence que par des expériences délicates, difficiles à bien conduire dans les conditions habituelles de l'élevage ou de la culture.

J'insiste tout particulièrement sur le fait que ce mode d'hérédité a dû présider à la formation des races humaines et je donne comme exemples concrets l'histoire de la naissance dans nos clapiers d'un Léporide intermédiaire du Lapin domestique et du Lièvre, d'un Cobaye sauteur intermédiaire du Cobaye ordinaire et d'une espèce sauvage de la République Argentine ; les exemples empruntés à l'origine des Blés sont aussi très suggestifs. Malheureusement les recherches sont à peine commencées ; dans cette voie, il reste beaucoup à faire ; les exemples que j'ai rassemblés montrent toutefois la possibilité de produire de nouvelles espèces mixtes par le croisement.

Il arrive d'ailleurs, chez les Végétaux, que l'hybridité entre espèces divergentes donne naissance à des lignées parthénogénétiques ; de fausses graines substituées aux graines normales propagent indéfiniment les hybrides mixtes sans atténuation des qualités

combinées. Souvent aussi, l'hybride ne donne plus de graines et se multiplie par boutures ou bulbilles. C'est ainsi que se propagent la majeure partie de nos plus belles plantes horticoles, les arbres fruitiers, les Pommes de terre; ce sont des créations nouvelles dont il importe de bien connaître l'origine et les chances de propagation.

Alors que l'hérédité mixte traduit la fusion des caractères correspondants des parents, l'hérédité *en mosaïque* est caractérisée par la transmission simultanée et côte à côte des mêmes caractères. La juxtaposition des organes divergents fournit une sorte de déséquilibre dont l'étude est fort intéressante au point de vue de la découverte des lois de l'Hérédité. J'ai proposé aussi, pour désigner ce mode de transmission, le nom d'hérédité *naudinienne* en l'honneur du naturaliste français Charles Naudin qui en a exposé les traits essentiels de 1859 à 1863.

Les cas les mieux connus sont des oppositions de couleur des organes homologues des parents. Certaines Vignes à fruits noirs, dérivées du croisement de Vignes à raisins noirs et de Vignes à raisins blancs, donnent périodiquement des ceps qui présentent une véritable mosaïque où les grains noirs sont entremêlés de grains blancs. Il n'est pas rare d'y trouver des grains mi-partie blancs, mi-partie noirs.

Les Cytises à fleurs roses (*Cytisus Adami*) donnent avec l'âge des branches couvertes de grappes à fleurs jaunes de l'espèce *Cytisus Laburnum* et d'autres à petites feuilles entremêlées de fleurs violettes caractéristiques du Cytise pourpre (*Cytisus purpureus*). On ne sait d'ailleurs si cet individu est un hybride sexuel au sens propre du mot ou un hybride de greffe; les règles de la disjonction et de la perpétuité sont communes à ces deux catégories d'association de tissus.

Dans l'espèce humaine, on cite quelques cas frappants d'Hommes pies, dont le corps est couvert de taches blanches dispersées sur la peau noire du Nègre, ou sur la peau brune du Mulâtre. Ce phénomène trahit l'ascendance au teint pâle de l'un des procréateurs. Buffon en a décrit plusieurs exemples et on en a observé depuis quelques autres.

On peut aller plus loin dans la ségrégation des caractères d'abord fusionnés, puis juxtaposés et imaginer que, dans la mosaïque, l'une des espèces croisées l'emporte tellement en vigueur sur l'autre que tous les organes, que toutes les cellules visibles n'appartiennent qu'à l'un des ascendants. La forme la plus faible n'arrive pas à montrer le rôle qu'elle a joué dans la procréation de l'hybride. Millardet, professeur à l'Université de Bordeaux, a décrit avec soin les *faux hybrides* qu'il a obtenus dans ses croisements de Fraisiers. J'étudie ces cas exceptionnels d'hybrides sous le titre d'*hérédité unilatérale*, bien qu'à d'autres points de vue ils peuvent aussi être rapprochés de la Parthénogénèse.

Le mode d'*hérédité alternante* étudié dans le Livre troisième est opposé à ces divers processus de la transmission des caractères. Il s'applique, dans ma pensée, exclusivement à des caractères de polymorphisme spécifique.

Les *variétés régressives*, qui diffèrent de l'espèce souche par un ou quelques caractères très marqués et bien délimités, constituent avec les lignées pures pédigrées le matériel le plus favorable pour l'étude de la transmission héréditaire.

Les plus connues sont les variétés de plantes à fleurs blanches si communes dans les jardins. Les Violettes blanches, les Lins blancs, les Roses et les Digitales blanches sont des variétés régressives, quand à la couleur des fleurs, des espèces de

Violettes, de Lins, de Pavots, de Roses et de Digitales dont les corolles sont bleues, rouges ou roses. Elles résultent de la disparition presque complète, mais rarement totale, du pigment cellulaire diffus dans les cellules superficielles et profondes des pétales; leur hérédité est absolue lorsque certaines précautions sont prises au moment de la floraison et de la récolte des graines.

La netteté du caractère *pétale blanc*, qui fait contraste avec le caractère habituel de l'espèce spontanée ou sauvage, *pétale bleu ou rouge*, est si marquée que les enfants eux-mêmes n'éprouvent pas de difficultés à l'énoncer et adoptent les mots employés par les naturalistes descripteurs. C'est pour atténuer la fatigue de la répétition, à chaque article de leurs catalogues, des mots *blanc* et *blanche*.., que les sélectionneurs de fleurs adoptent, pour les exprimer avec moins de clarté, les synonymes *candide*, *pâle*, *immaculé*, couleur de *neige*, etc. Dans tous les cas, ces variétés sont l'expression de l'affaiblissement marqué de la couleur, pâle à l'extrême, du suc cellulaire virant au bleu, quand il renferme des traces d'alcalins, et au rouge, s'il est acide. L'expression *variété régressive* adoptée pour rappeler la régression du pigment coloré est tout à fait justifiée en ce cas, bien qu'un examen approfondi permette d'en retrouver des traces indiscutables à la base de l'éperon des fleurs des Violettes blanches, à la limite de l'onglet corné et du limbe des pétales des Lins, des Pavots et des Roses, ou bien encore au pourtour des ocelles jaunes ou brunes qui ornent la gorge des Digitales, où le pigment spécifique forme une sorte d'auréole tranchant sur le fond blanc du reste de la corolle.

La netteté du caractère *blanc*, si frappant sur les fleurs des Phanérogames, ne l'est pas moins lorsqu'il est l'attribut d'Insectes, tels les Cocons ou

les ailes des Vers à Soie, et de Mammifères tels, Rats et Souris, Lapins et Cobayes, chez qui le pelage blanc est très commun. Pour tous ces exemples, la transmission héréditaire est complète, sans retour, même accidentel, aux teintes habituelles de l'espèce dans tous les cas où les parents de couleur blanche appartiennent à une lignée pure.

On a découvert récemment que le croisement de la variété blanche avec les représentants de l'espèce colorée donne, en *première génération*, tous individus colorés; en *deuxième génération*, trois quarts des petits-enfants colorés et un quart de petits-enfants blancs; en *troisième génération*, des lignées blanches issues des petits-enfants blancs, stables et pures au même titre que la variété de départ, et des lignées colorées, pour un tiers stables, pour deux tiers hybrides et se comportant comme la deuxième génération.

A cause de la succession et de la répartition régulières des caractères dans la descendance, j'ai donné (1911) à ce mode d'hérédité le nom d'*hérédité alternante*¹. Il est encore connu sous le nom d'*hérédité mendélienne* en l'honneur du moine tchèque Mendel qui en a découvert et exposé le mécanisme après des séries de croisements entre espèces et variétés de Pois (1865).

Par une intuition de génie et sans connaître la plupart des faits qui confirment actuellement ses vues, Charles Naudin exposa dès 1859, puis confirma dans un Mémoire détaillé, paru en 1863, le mécanisme physiologique intime du retour des hybrides et de leurs descendances aux formes souches. Les causes qu'il en donne sont exactement celles que Mendel invoque deux ans plus tard pour expliquer la

1. L. Blaringhem. Les problèmes de l'Hérédité examinés à la Quatrième Conférence internationale de Génétique, septembre 1911 et *Revue Scientifique*, 24 février 1912.

disjonction des métis, l'alternance des caractères et le retour complet aux parents.

Les savants qui ont mis en évidence les deux modes d'hérédité alternante et d'hérédité en mosaïque ont donc établi, par la discussion d'une partie des faits et sans connaître leurs découvertes réciproques, l'identité du processus de l'hérédité pour les caractères d'espèces et les caractères de variétés. Dans les deux cas, l'hybride ou le métis, selon la convention adoptée, est une *mosaïque vivante* dont les organes végétatifs sont presque toujours du type de l'espèce, mais dont les éléments sexuels, quoique juxtaposés, sont d'ordinaire dissociés et épurés.

Alors que les règles de l'hérédité alternante ne s'appliquent qu'aux variétés régressives croisées avec leur propre espèce, l'hérédité en mosaïque, qui est souvent accompagnée de stérilité partielle et parfois même de stérilité totale, est au contraire l'apanage des croisements entre espèces divergentes. Naudin explique que les degrés dans la *spéciété*, c'est-à-dire dans la parenté relative des espèces croisées, se traduisent par les avortements plus ou moins prononcés des éléments sexuels — que la fécondité réapparaît tout entière dès que, par disjonction, les espèces combinées contre nature se sont disjointes et « épurées ». J'expose les résultats identiques obtenus dans mes croisements entre lignées pures d'Orges de brasserie appartenant à des espèces de divers degrés ; ils sont utilisés pour distinguer, dans la classification des Orges, les véritables espèces élémentaires des variétés régressives.

Le soin que j'ai pris pour distinguer les caractères de juxtaposition et de substitution — caractères indépendants de l'ensemble des autres caractères des parents — des caractères organiques susceptibles de fusionnement n'est pas général.

Les représentants d'une Ecole toute moderne, qui se sont donné le titre de *Génétilistes* et devraient pour le mériter examiner avec pondération toutes les faces des problèmes de l'hérédité, ne veulent connaître que les règles de Mendel qu'ils généralisent sans réserves. Pour eux, tous les caractères différentiels sont indépendants et, lorsque les croisements de deux lignées sont féconds, ils croient pouvoir trouver en chacune d'elles les caractères accouplés qui se substituent l'un à l'autre sans se fusionner. Par cette généralisation forcée, ils déforment la signification précise des règles mendéliennes et en altèrent la clarté. Nilson-Ehle a été amené, par exemple, à admettre que la couleur du grain de Blé est composée d'au moins cinq tons superposés, que celle du grain d'Avoine noir est composée de sept teintes spécifiquement distinctes conservant leur indépendance. Ce faisant, il multiplie, sans autre bonne raison que l'interprétation d'expériences incomplètes, les unités composant la couleur des variétés les plus communes; il les répartit dans des tableaux sous la forme des lettres indices où les majuscules et les minuscules s'associent, se groupent selon toutes les combinaisons possibles. Oubliant que la disjonction de sept couples de caractères différentiels ne montrera toutes ses associations que sur une population d'au moins 10.000 individus, il interprète ses observations, réduites à quelques centaines de lignées, comme s'il avait observé tout ce que son imagination lui suggère.

Malgré mon respect pour une bonne partie des résultats établis par l'Ecole mendélienne de 1900 à 1910, c'est-à-dire dans le cours des dix premières années de l'application des règles de Mendel à l'étude de l'hérédité expérimentale, je préfère écarter franchement ces modes d'interprétation

pour leur opposer la conception de l'hérédité *mixte*, si féconde en résultats, d'après la longue expérience des hybrideurs, et dont on ne saurait nier encore aujourd'hui la multiplicité des cas.

Il suffit d'admettre que certains d'entre eux pourront, avec des études nouvelles, rentrer dans l'hérédité alternante ou dans l'hérédité en mosaïque, lorsque l'expérimentateur saura analyser au microscope très grossissant ce qui n'est encore observé qu'avec une loupe grossière. La plupart des cas sont compliqués par la superposition des deux modes généraux de la transmission héréditaire : l'hérédité des caractères de variétés et l'hérédité des caractères spécifiques.

En résumé, s'il est facile de décrire les *variétés régressives*, dont les croisements suivent les règles de l'hérédité *alternante*, c'est que leurs caractères sont bien délimités, parfaitement définis par un mot, souvent même par un signe dans le Catalogue des formes vivantes ; tandis que les *espèces élémentaires*, dont l'existence a été démontrée par Jordan d'abord, puis par la grande majorité des expérimentateurs, Nægeli, Bornet, de Vries pour ne citer que les plus célèbres, sont difficilement isolées et mal définies avec les mots dont nous disposons. Elles sont cependant les vraies formes naturelles et leur nombre est immense. Elles rentrent dans le domaine de l'hérédité *mixte* qui me paraît singulièrement plus vaste et surtout plus riche en découvertes dans l'avenir. La règle de l'indépendance des caractères n'est à mon avis applicable que dans un petit nombre de cas particuliers dont le recensement ne tardera pas à être terminé.

Les problèmes de l'hérédité expérimentale

LIVRE PREMIER

L'HÉRÉDITÉ NORMALE

CHAPITRE PREMIER

Les lignées pures pédigrées.

Notion de pureté d'après les travaux de Pasteur. — Uniformité de certains groupes de plantes. — Individus multipliés par bouture, marcotte ou greffe. — Parthénogénèse des Fougères et des Composées. — Régénération nécessaire à la suite d'une multiplication prolongée.

Variabilité due à la fécondation. — Rénovation chromatique des cellules végétatives et préparation des éléments sexuels. — Chromosomes et Pangènes, organes de transmission des caractères héréditaires.

Définition de la lignée pure. — Choix des plantes cultivées et parmi elles des Légumineuses et des Céréales. Avantages présentés par les Orges de printemps sur les autres Céréales. — Triage des pédigrées. — Analyse des caractères fluctuants; établissement des stambooks.

Il est assez difficile d'acquérir une notion exacte de la valeur du mot *pureté* appliqué à un groupe d'êtres vivants. Sans doute, on sous-entend par là que le groupe ne renferme que des individus de la même espèce, de la même variété, choisis autant

que possible dans une population homogène. Cette définition est insuffisante, car elle ne permet pas d'affirmer ce qui est nécessaire à notre objet, à savoir qu'un individu quelconque du groupe possède l'ensemble des propriétés, c'est-à-dire l'ensemble des qualités héréditaires, reconnues sur chacun d'eux.

Pendant longtemps, le mot *pureté* d'une famille, d'un lot d'animaux ou de plantes, a été synonyme de choix. Vers le milieu du ^{xix}^e siècle, par analogie avec la notion de *pureté des corps chimiques*, devenue précise grâce à l'emploi de la balance, les sélectionneurs et les physiologistes appliquèrent le qualificatif de *racés pures* avec plus de précautions, par exemple, à des groupes homogènes d'êtres contrastant par des traits saillants ou plutôt par des qualités exceptionnelles avec les individus ordinaires de l'espèce. Puis, les principes de la sélection et de l'évolution étant précisés, vers 1860, Naudin, Isidore Geoffroy Saint-Hilaire, de Quatrefages et leurs émules, de même que les nombreux critiques des théories de Darwin, ont habitué leurs lecteurs à comprendre, sous le nom de *variété pure*, tout groupe d'individus à particularités héréditaires saillantes et stables; tandis que le qualificatif *race pure* était réservé aux produits d'une sélection soutenue, indispensable au maintien intégral des attributs exceptionnels des parents.

Pasteur a précisé encore davantage la signification biologique du mot *pureté*; je l'adopte dans cet ouvrage, me réservant de montrer rapidement comment on peut l'appliquer aux végétaux et aux animaux supérieurs par des cultures étendues de descendance isolées, soumises à un contrôle expérimental, rigoureux et permanent.

En donnant les règles de l'ensemencement des microbes et de leur culture, Pasteur a établi d'une

manière irréfutable l'impossibilité, dans les conditions les plus générales des expériences actuelles, de faire ou de voir naître un germe dans un milieu stérile, suffisamment isolé de l'air ambiant. Les précautions à prendre pour se mettre à l'abri des contaminations accidentelles ont été si bien définies qu'actuellement, dans les pharmacies des plus petites villes, le dernier aide venu sait préparer à l'autoclave des milieux de culture stériles et des pansements privés de germes.

On sait d'autre part que la fragmentation des Bactéries et des Infusoires, si remarquable soit-elle, n'est pas illimitée ; qu'en diluant suffisamment dans un liquide stérile un petit lot de microbes, on obtient des gouttes à ensemencement limité, les unes étant dépourvues de germes, les autres renfermant un seul microbe au moment du prélèvement, d'autres enfin renfermant quelques cellules. On reconnaît l'état de chaque goutte par l'ensemencement de chacune d'elles, transportée aseptiquement dans un des tubes privés de germes dont il est question plus haut. Un opérateur habile peut faire 60 ensemencements à l'heure, soit 500 dans la journée, à la condition que tout le matériel accessoire soit préparé par des aides. Dans la majorité des cas, plus de la moitié des tubes est ensemencée par deux ou plusieurs cellules, fait qui se traduit par le développement de deux ou de plusieurs colonies sur le substratum nutritif à demi solide. Un dixième environ donne une seule colonie et il y a des chances nombreuses pour qu'elle soit pure. Les autres tubes restent stériles, l'ensemencement d'une goutte d'eau privée de germe ne pouvant donner lieu à aucun développement.

Il est donc relativement facile d'obtenir des cultures pures de Bactéries, d'Infusoires, de Levures et de Champignons filamenteux en suspension dans

l'eau et la même technique permet d'élever aseptiquement des Champignons à chapeaux, des Algues, des Mousses, des Fougères, ces dernières en partant de spores superficiellement stérilisées. L'élevage en enceintes stériles de plantes supérieures donnant des tubercules, des bulbilles et de véritables graines a été fréquemment réalisé; il réussit aussi pour les animaux. Les épreuves sont limitées par le prix très élevé des enceintes qui croît au moins selon la puissance cubique des dimensions linéaires et celui des milieux de culture nutritifs convenables. Dans l'étude de l'hérédité, qui sous-entend l'élevage simultané ou successif d'un grand nombre d'Animaux ou de Végétaux supérieurs, il faut avoir recours à d'autres procédés.

L'enceinte stérile a pour principal objet de maintenir le milieu nutritif uniforme, en supprimant les contaminations et les fermentations dues aux germes apportés du dehors. Ces contaminations n'interviendront pas dans nos études si la plante ou l'animal ainsi que sa progéniture reste sain. Il suffit donc de chercher les autres caractères propres aux lignées pures de Microbes pour les imposer aux lignées pures de Végétaux supérieurs.

L'examen à un fort grossissement du microscope de cultures pures de Bactéries, d'Infusoires et de Champignons inférieurs montre *la plus grande uniformité* des cellules et groupes de cellules qui constituent les filaments, les plaques et les massifs caractéristiques des diverses formes connues. De là dérive une notion de pureté des cultures qu'il est possible d'étendre à l'ensemble des espèces vivantes.

Les cultures pures sont obtenues par la multiplication dans un milieu nutritif uniforme de groupes de cellules dérivées d'une cellule unique.

L'uniformité des colonies appartient en propre

aux bourgeons d'un même végétal, qu'on peut d'ailleurs propager par boutures, marcottes ou greffes. Elle est encore l'apanage de toutes les formes de plantes qui se propagent par bulbilles et tubercules, telles que les Ficaïres, la Renouée et le Paturin vivipares parmi les plantes sauvages; chez les plantes cultivées, des champs entiers de Pommes de terre, de Topinambours, peuvent être obtenus à partir d'un seul tubercule fragmenté pendant plusieurs années pour fournir le plant préparatoire aux récoltes suivantes. Les Artichauts, les Vignes, les Bananiers et presque tous les arbres fruitiers se propagent de même par boutures, ou par greffes sur un nombre convenable de sujets.

Pour certaines espèces d'arbres même, tels que le Peuplier pyramidal, dit Peuplier d'Italie, ou encore le Saule pleureur, on ne connaît pas de limite à la fragmentation de l'individu unique qui compose tout le groupe. Il est très probable que tous les Saules pleureurs (*Salix babylonica*, L.) cultivés en Europe dérivent d'une seule bouture apportée vers 1730 dans le jardin botanique de Twickenham, car on n'en connaît que des représentants femelles. Les arbres très âgés, communs à l'état spontané en Asie, sur les bords de l'Euphrate et jusqu'en Chine ne paraissent pas souffrir de la multiplication répétée dont ils sont l'objet depuis des siècles; ils ne donnent pas de graines.

C'est une observation commune que les avenues de Peupliers sont plus régulières et plus uniformes que les avenues de Chênes et d'Ormes. La raison en est que les Peupliers d'une même plantation sont presque toujours des fragments d'une même bouture introduite un jour dans la pépinière, alors que les Chênes et les Ormes proviennent de semis; malgré les triages, les repiquages et les élagages qui assurent une homogénéité apparente et momen-

tanée, ces derniers arbres mis en place reprennent leur activité propre différant notablement selon les individus ; ils troublent par leurs tendances particulières l'harmonie et l'uniformité recherchées par le jardinier.

Il en est de même des Bananiers, des Patates (*Disocorea Batatas*), de nombreuses variétés de Vignes et de fruits sans pépins. La Canne à sucre a été propagée pendant des siècles sans passage par les fleurs et la graine ; les organes sexuels formés étaient altérés au point qu'il a été très difficile, il y a quelque vingt ans, de trouver du plant capable de donner des graines susceptibles de germer.

La caractéristique des variétés, ou plutôt des individus qui se fragmentent ainsi à l'infini, est l'identité tout à fait remarquable d'aspect, de port, de croissance, de feuillaison et de floraison des membres qui les composent. La vérification d'une identité équivalente entre les descendants d'une plante ou d'un groupe de plantes permet d'étendre cette notion de pureté à des lignées provenant de la fusion d'éléments sexuels. Par définition, seront donc *considérés comme purs, les groupes d'individus qui se ressemblent autant que se ressemblent les fragments d'un individu unique, cultivés dans des conditions uniformes.*

On connaît un assez grand nombre de formes vivantes qui présentent les modifications extérieures caractéristiques de la reproduction sexuée et qui ne sont pourtant que des propagations végétatives comparables, au point de vue de l'hérédité, aux boutures et aux greffes. La Parthénogénèse n'est pas rare dans la nature et on en a observé des exemples nombreux chez les animaux inférieurs et chez les végétaux les plus divers. Ces êtres donnent un moyen commode de se familiariser avec la notion de pureté.

Les plus anciens cas connus de parthénogénèse ont été observés chez les Pucerons qui attaquent les Rosiers et plantes de nos jardins au cours de l'été. On sait que la femelle du Puceron est capable de donner indéfiniment des embryons parthénogénétiques vivipares lorsqu'elle est placée dans des conditions très favorables de développement. La nutrition mauvaise, la dessiccation prématurée des plantes-hôtes ou l'approche de l'hiver déterminent seules la substitution de la ponte à la viviparité et l'apparition d'individus sexués mâles et de rares femelles pondant des œufs dont le développement ultérieur ne se produit pas sans fécondation préalable. Il est donc facile de se procurer une colonie pure de Pucerons et d'étudier les caractères fluctuants de cette colonie; de la comparer à la génération sexuée qui est obtenue après une phase de froid ou de mauvaise nourriture et de reconnaître que l'hérédité des caractères est complète et identique dans les deux cas.

Plusieurs variétés de Fougères appartenant aux genres *Polystichum* et *Athyrium* sont aussi dépourvues d'éléments sexuels fertiles. Leurs prothalles se fragmentent en prothalles secondaires donnant chacun des plantules filles qui ne sont que des boutures. Parfois aussi, des ovules différenciés comme s'ils attendaient la visite d'anthérozoïdes fécondateurs se développent directement en bulbilles ou en bourgeons feuillés. J'ai donné une description détaillée de ces exemples d'apogamie dans un mémoire auquel je renvoie le lecteur¹.

La Parthénogénèse des plantes à fleurs et en particulier des Composées à ligules nous intéresse davantage. Les vulgaires Pissenlits (*Taraxacum dens*

1. L. Blaringhem. La parthénogénèse des Végétaux supérieurs. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. 46, 1909, p. 113-170.

Leonis) offrent aux yeux des botanistes descripteurs tous les caractères des plantes sexuées. Leurs fausses graines, qui figurent parmi les semences dans les catalogues de Légumes, proviennent de fleurons groupés en capitules jaunes où l'on peut voir à la loupe un calice formé d'aigrettes fines, une corolle en tube élargie à partir du tiers de sa hauteur en une large ligule à l'intérieur de laquelle on trouve un style normal à deux stigmates, passant à l'intérieur de la gaine de cinq étamines accolées, remplies d'un pollen bien formé. Malgré cette apparence de sexualité, M. Raunkiaer a montré que la fécondation n'a pas lieu et il est facile de s'assurer, comme je l'ai fait chaque année à Meudon, que ce fait est général. A l'aide d'une paire de ciseaux coupants, on détache de bonne heure avant l'épanouissement du capitule tous les fleurons serrés dans le bouton encore fermé; les étamines sont encore vert-jaunâtre et leur contenu liquide n'a aucune qualité fécondante. Malgré cette castration brutale, les ovaires sous-jacents se gonflent et donnent des pseudo-graines, germant tout comme s'il y avait eu fécondation normale.

Il est donc possible d'étudier des lignées ayant toutes les particularités de la reproduction sexuée, sans passer par la rénovation cytoplasmique qui caractérise la fécondation proprement dite. En comparant les particularités de la variation fluctuante de ces lignées apogames, avec les particularités de certaines lignées pures résultant de la fécondation vraie et périodique, on peut s'assurer qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre ces deux modes de variations. Tous les phénomènes sont de l'ordre des modifications apportées par la nutrition au développement des embryons.

Les expériences bien connues de Maupas, com-

plétées par Calkins, relatives à la conjugaison protoplasmique des Infusoires le prouvent.

Maupas a suivi dans une infusion de foin les divisions successives d'un être monocellulaire, la Paramécie; après 400 divisions environ, la taille de ces Infusoires diminue notablement; bientôt les divisions cessent et tous les individus meurent. Dans une autre expérience, deux Paramécies donnent les divisions analogues; au moment où la taille des produits diminue, Maupas mélange leur contenu; il peut suivre au microscope sur une goutte prise dans le mélange les Infusoires du premier bocal A et celles du second B; elles s'accouplent deux par deux pour se fusionner en une sorte d'œuf.

Le mélange protoplasmique équivaut à un rajeunissement et correspond à une véritable fécondation; la décrépitude sénile des deux lots disparaît et les Paramécies résultant de la fusion de deux individus provenant de l'un et l'autre lot se divisent à leur tour jusqu'à 500 divisions avant de présenter de nouveau le phénomène de la dégénérescence.

Calkins a montré qu'il était possible de rajeunir les lignées séniles de Paramécies par un autre procédé. Il suffit de les placer dans un bouillon de viande, riche en matériaux nutritifs absents dans l'infusion de foin épuisée. Cette expérience montre que la nutrition abondante et renouvelée supplée en quelque sorte à la fusion protoplasmique. Dans les deux cas, il y a multiplication indéfinie des lignées, non épuisées par les divisions multiples.

Ces expériences montrent qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre le bourgeonnement indéfini et la reproduction sexuée périodique; elles justifient l'extension de la notion de pureté des lignées aux cas où la fécondation proprement dite est la règle.



Les phénomènes de la fusion des cellules pour la production d'un œuf ont été particulièrement bien étudiés au cours des trente dernières années et la généralité des processus observés tant sur les animaux que sur les plantes, à tous les degrés de l'évolution des formes, donne à diverses particularités une importance capitale au point de vue de l'hérédité.

Le noyau cellulaire est le siège des échanges qu'on sait mettre en évidence par des colorants appropriés. Au repos, le carmin se fixe sur un réseau très ténu de particules qui sont appelées *grains de chromatine* en raison de leur avidité pour les colorants, alors que le qualificatif *linine* est réservé au filament incolore qui les assemble. Dans la période préparatoire à la division cellulaire, le réseau de chromatine se condense, les filaments s'épaississent et l'ensemble offre l'aspect d'un ruban. A un stade plus avancé de la condensation, le ruban lui-même se fragmente en un nombre défini de morceaux appelés *chromosomes*. L'importance des chromosomes résulte du fait que leur nombre paraît fixe pour tous les noyaux végétatifs d'une espèce donnée. La répartition de la chromatine a lieu avec une grande régularité qui correspond à une distribution égale et aussi uniforme que possible aux noyaux fils qui se forment dans les divisions successives.

Au moment de la division cellulaire, la membrane du noyau disparaît et deux centres d'attraction apparaissent dans le voisinage de la membrane en dissolution; ils se disposent bientôt à deux pôles opposés de la cellule, tandis que les chromosomes s'étalent en forme de V dans le plan équatorial. Bientôt chaque V se divise dans le sens de sa longueur en deux éléments superposés, dont on peut suivre la séparation lente et la migration vers chacun des

pôles. Les chromosomes fils viennent se grouper en ces deux centres d'attraction; leurs extrémités se rapprochent et se soudent pour fournir à chaque extrémité de la cellule un ruban continu qui s'étire, puis se résout en un réseau tandis qu'une membrane propre à chacun d'eux s'organise. Bientôt apparaît une cloison dans la zone équatoriale qui sépare le contenu de la cellule primitive en deux cellules pourvues chacune de son noyau propre.

Grâce à ce processus caryocynétique, dont on a observé de nombreux exemples dans les tissus jeunes, aux points de croissance des bourgeons et dans les tissus nourriciers des ovaires et des ovules, la permanence chromatique est assurée. On admet que c'est la régularité de cette division nucléaire qui assure l'identité des bourgeons et des tendances des divers fragments d'un même individu.

La division des chromosomes et leur répartition est légèrement modifiée dans certaines cellules spécialisées des organes reproducteurs. Les cellules mères des grains de pollen, par exemple, ne se divisent pas immédiatement en deux cellules filles, dès la répartition des deux groupes de chromosomes fils aux pôles d'attraction; les chromosomes se répartissent en quatre masses, renfermant chacune une moitié des chromosomes fils. Ces quatre masses chromatiques s'organisent en quatre noyaux renfermant la moitié des éléments qui se seraient regroupés si les cellules-filles devaient évoluer végétativement.

La *réduction chromatique* qui est aussi un fait général chez les êtres vivants est donc la caractéristique des éléments sexuels; les noyaux des cellules reproductrices renferment la moitié des chromosomes de la cellule mère en voie de division, et cette *réduction* est une cause probable de déchéance, puisque les cellules sexuelles ne peuvent croître,

assimiler et se diviser, comme les autres éléments de l'organisme pourvus de leur nombre complet de chromosomes. La fécondation, qui consiste en la fusion de deux cellules sexuelles, a donc pour résultat de reconstituer la charpente chromatique propre aux cellules végétatives. Elle fournit un *œuf*, début d'une nouvelle génération, possédant la moitié des chromosomes de l'étamine qui a fourni le grain de pollen et la moitié des chromosomes de l'ovaire où s'est différencié l'ovule.

Il suffit de comparer la taille exiguë de la cellule mâle du pollen à l'énorme masse qui constitue la cellule femelle pour constater qu'il y a de profondes modifications dans la distribution des éléments considérés comme accessoires dans la formation de l'œuf qui constitue la génération nouvelle. La cellule mâle est grêle, presque exclusivement réduite au noyau étiré et enroulé sur lui-même, munie parfois de cils vibratiles qui lui donnent un mouvement de rotation très utile à sa pénétration dans l'ovule. La cellule femelle est volumineuse; sa masse s'accroît de la désagrégation des cellules voisines qu'elle digère en même temps que le noyau mâle qui la pénètre.

Les chromosomes sont des formations constantes dans l'évolution et la croissance des cellules des Animaux et des Végétaux supérieurs. On ne peut croire que cette répartition uniforme, permanente, des éléments colorables du noyau ne joue pas un rôle fondamental, quoique encore mystérieux par plus d'un point, dans la transmission de cellule à cellule des tendances héréditaires, spécifiques, propres à chaque groupe d'individus. Leur découverte n'explique évidemment pas le mécanisme intime de l'hérédité, mais leur existence matérielle a introduit dans le langage des mots commodes et précis qu'on

est autorisé, sans trop de présomption, à appliquer dans la description du processus de la transmission des caractères. On leur attribue le rôle actif de support, de véhicule des éléments matériels de l'hérédité.

Sans admettre, comme Boveri l'a prétendu, que les chromosomes ont une individualité propre et sont des organismes élémentaires ayant une indépendance relative, on est tenté de croire que les parties du noyau cellulaire, de même que certaines formations concrètes disséminées dans le protoplasma cellulaire désignées sous le nom de *plastides*, ne sont pas toutes indispensables au même degré pour la vie ultérieure de la cellule.

Plusieurs savants, dont M. Hugo de Vries, ont porté plus loin encore l'analyse de la charpente cellulaire. Reprenant, en la débarrassant de ses impossibilités, une hypothèse de Darwin, il a édifié la théorie de la *Pangénèse cellulaire* d'après laquelle, chromosomes et plastides seraient en quelque sorte des conglomerats d'éléments plus ténus, actuellement non encore différenciés, correspondant aux caractères visibles des individus qui dérivent de la croissance des cellules correspondantes.

Cette hypothèse n'a pas été réfutée d'une manière absolue; exposée plus de dix années avant la mise en valeur des règles de Mendel et de la disjonction des métis, elle a contribué parallèlement aux découvertes de la cytologie à orienter les chercheurs vers la conception d'une discontinuité dans les éléments représentatifs des caractères héréditaires. Cette discontinuité se traduirait par l'indépendance presque absolue de certains caractères vis-à-vis des autres traits de l'espèce; elle correspondrait à l'étouffement dans certaines cellules, sur certains chromosomes, des pangènes représentatifs de caractères atténués, appelés *récessifs* par les mendéliens, à la suite du

développement par excès d'autres pangènes, c'est-à-dire d'autres caractères appelés *dominants*.

D'après cette conception, les notions de l'indépendance des *unités spécifiques*, de la latence de certaines unités, de la dominance des autres prennent un sens précis qui est admis implicitement dans le langage de bon nombre de Génétistes.



J'ai défini ailleurs (1913) la *lignée pure* ¹, un lot de plantes issu d'une plante unique dont les descendants, et les fragments de descendants, de quelque génération que ce soit, n'offrent pas entre eux de différences plus grandes que celles qu'on peut trouver entre les fragments d'un seul individu multiplié à l'infini.

Les notions qui viennent d'être exposées relatives à la fécondation, à la rénovation chromatique et à la reconstitution à chaque génération de l'équilibre et de l'agencement des éléments matériels de l'hérédité montrent qu'il faut chercher des exemples de cette homogénéité dans les groupes d'*individus régulièrement autofécondés*. Plusieurs plantes de grande culture répondent, heureusement, à cette exigence et je vais rapidement exposer les raisons techniques qui m'ont fait adopter, comme matériel pour mes propres recherches, les Orges de Brasserie.

La plupart des Légumineuses de grande culture supportent l'autofécondation stricte pendant un nombre considérable de générations sans en souffrir et la plupart des Génétistes ont établi leurs conclusions par l'étude de l'hérédité chez les Pois, les Haricots, les Pois de Senteur, la Luzerne, etc.

1. L. Blaringhem. *Le Perfectionnement des Plantes*, p. 66.

Avec les Légumineuses, les Céréales constituent le matériel le plus favorable à ce genre de recherches et si elles n'ont pas été adoptées avec la même faveur, c'est en partie parce que leur classification, portant sur un nombre de formes très diverses, répandues sur tout le globe depuis les temps les plus reculés, est complexe, encore discutée sur des points importants, et aussi, parce qu'il est moins commode de les cultiver dans les jardins potagers et les annexes des Laboratoires.

A ces inconvénients d'ordre pratique, qu'une longue étude ¹ et des précautions spéciales permettent de tourner, s'opposent des avantages techniques tels que je n'hésite pas à affirmer que l'emploi de lignées pures de Céréales est préférable pour la mise en évidence et la vérification des règles de l'hérédité à la majeure partie des autres plantes cultivées.

Le meilleur argument en faveur de l'emploi des Céréales consiste en le *grand nombre des individus* qu'on peut facilement obtenir sans être entraîné à des dépenses excessives. De 1908 à 1914, j'ai eu à ma disposition, pour l'examen des caractères héréditaires, les semis exécutés dans plusieurs départements français sous la direction de la Société d'Encouragement à la culture des Orges de Brasserie en France. En une seule année, on ensemença dans un même domaine des environs d'Issoudun (Indre), avec la même fumure et les mêmes procédés agricoles, jusqu'à 20 hectares avec des graines provenant de la descendance contrôlée d'une même plante conservée, avec des représentants de chaque

1. Après quinze années de cultures expérimentales et de recherches sur la valeur relative des Caractères de la classification des Céréales, j'ai commencé la publication de mes résultats sur ce sujet dans les mémoires suivants : *Valeur spécifique des divers groupements de Blés* par L. Blaringhem. — *Etude anatomique des pailles de Blés* par L. Blaringhem et E. Miège. *Institut Pasteur*, Paris, 1914.

génération, dans les Collections du Laboratoire de Biologie agricole de l'Institut Pasteur.

Imaginez une vaste étendue de terrain de près d'un kilomètre de long sur 250 mètres de largeur ensemencé au semoir mécanique à raison de 6 rangées par mètre et d'un ou 2 grains tous les 5 centimètres. Un calcul rapide montre qu'il se développe sur ce champ, par mètre carré

$$(1 \text{ ou } 2) \times \frac{100}{5} \times 6 = 120 \text{ à } 240 \text{ plantules,}$$

en moyenne 180, qui donnent, à cause des disparitions accidentelles, 120 plantes fleuries mûrissant leurs épis, soit par hectare, 1.800.000 plantules, 1.200.000 plantes adultes et, pour 20 hectares, 36.000.000 de plantules et 24.000.000 (vingt-quatre millions) de plantes adultes.

Le contrôle de l'homogénéité se fait à toutes les phases de la croissance. Observons les plantules au stade de 3 feuilles, leur parenté apparaît à l'étalement des deux premières, à la forme dressée de la troisième dont le limbe présente une forme lancéolée et une teinte verdâtre caractéristique. Les ligules mêmes qui constituent une sorte de collerette à deux pointes plus ou moins déliées et membraneuses, d'une teinte rougeâtre plus ou moins foncée selon les lignées, donnent un aspect d'homogénéité à toute la culture.

A la montée des épis, le spectacle est encore plus frappant; à la même heure, toutes les gaines de la dernière feuille des chaumes s'entr'ouvrent pour laisser percer les pinceaux de barbes qui terminent les jeunes épis. Les chaudes journées du début de juin provoquent un allongement des derniers entrenœuds de 5 à 10 centimètres par jour et la moindre irrégularité, le moindre retard dans la sortie des barbes suffit pour retenir l'attention de l'observateur averti. C'est certainement l'époque la

plus favorable à la vérification de l'uniformité, bien que l'époque de la maturation, celle de la courbure des épis sous le poids des grains qui se gonflent d'amidon et celle de la chute des barbes, qui précède de quelques heures la moisson, fournissent encore d'excellents indices pour le contrôle de la pureté.

Or, il est facile à un observateur expert de passer en revue un champ de 20 hectares en une seule journée et de constater, aux différentes époques que je viens de décrire, l'uniformité complète des descendants, d'affirmer par conséquent la régularité de croissance, d'épanouissement et de maturation de vingt-quatre millions de descendants d'une seule plante.

Car s'il est impossible dans un mélange de voir chaque plante une à une, lorsque la pureté est maintenue et contrôlée avec soin à chaque génération, les rares individus étrangers qui y ont été transportés par la boue des chaussures du cultivateur, par le semoir et le rouleau insuffisamment nettoyés, par les oiseaux qui déterrent et emportent les graines à la levée, les individus étrangers, dis-je, se signalent à distance au sélectionneur à l'une ou l'autre étape de la croissance.

Des précautions sont d'ailleurs imposées pour éviter les mélanges accidentels des lignées. Chaque champ d'Orge pure doit être séparé par de larges bandes d'Avoine ou de Blé des autres lots d'Orges du domaine, ce qui réduit sensiblement les impuretés dues aux causes énumérées au paragraphe précédent ; les pourtours des parcelles sont fauchés, récoltés et battus à part, la croissance des plantes développées le long des bordures étant modifiée soit par un moindre ameublissement du terrain, soit par un éclaircissement plus intense, soit enfin par l'abondance de nourriture prise au terrain inculte

du voisinage. Grâce à ces précautions, les agriculteurs affiliés à la Société d'Encouragement à la culture des Orges de Brasserie en France ont réussi à maintenir avec une pureté parfaite des lots très importants de semences pendant plus de dix années successives.

Comparons ces données, au point de vue de leur valeur démonstrative, à celles qui résultent de la culture des Pois, par exemple. Le germination de ce Légume est assez capricieuse et il faut distribuer les graines en surnombre pour avoir une culture suffisamment garnie; l'affaissement fréquent des tiges à qui l'on ne peut, dans la grande culture, fournir des tuteurs ne permet pas de distinguer nettement les plantes des unes des autres; les fleurs s'épanouissent plus ou moins tôt, car certaines portions de tiges sont courbées tantôt vers la lumière, tantôt vers le sol; les fleurs sont d'ailleurs échelonnées tout le long des tiges et plusieurs sont encore en boutons, alors que les premiers fruits développés s'entr'ouvrent pour laisser échapper leurs graines. La vérification de l'*uniformité aux différents stades de la croissance*, qui constitue le critérium de la pureté, est forcément limitée par l'enchevêtrement des tiges et j'estime à 1.000 au plus par jour le nombre de plantes qu'un observateur consciencieux peut examiner avec assez de soin pour affirmer leur ressemblance aussi parfaite que possible avec la forme mère. Pour obtenir une précision comparable à celle que l'on obtient de l'examen d'une lignée d'Orge pure, il faudrait 24.000 observateurs.

A cette difficulté d'examen des plantes adultes s'ajoutent les préparations spéciales et plus délicates du sol, les accidents de toute nature auxquels il est difficile de parer, dont le plus grave est la

verse suivie de pourriture dans les années humides. L'expérimentateur perd souvent en une seule génération toute la précision du contrôle maintenu avec peine pendant plusieurs années.

Aussi les études de l'hérédité faites sur les Pois concernent presque exclusivement la transmission de la couleur et de la forme des graines, de la couleur des fleurs, plus rarement du nombre des fleurs et de leur mode de groupement, caractères qui définissent les variétés proprement dites et non des lignées. Pour les raisons exposées plus haut, il est difficile de mettre clairement en évidence les caractères de la floraison tardive ou précoce, de la productivité relative des gousses selon leur situation sur la tige et nombre d'autres particularités mesurables qui sont les attributs habituels des lignées à l'étude.

L'examen des caractères fluctuants qui donnent de si bons critères de la pureté et de l'uniformité des descendance est donc beaucoup plus facile avec les *Céréales* qui constituent à mon avis le matériel le plus favorable pour la vérification de l'homogénéité des descendance.

Parmi les *Céréales* mêmes, les *Orges de printemps* doivent être préférées aux *Orges d'hiver*, plus vigoureuses et aux *Blés*, plus élevés et à croissance plus lente, en raison même de la commodité de l'examen. Dans les champs des environs d'Issoudun, de la Champagne et des environs du Puy dont les *Orges de Brasserie* ont une grande renommée, les plantes restent très basses et atteignent rarement la hauteur du genou de l'agriculteur qui les surveille. La couleur rouge du sol triasique de l'Indre, blanc-grisâtre de la Champagne crayeuse fait contraste avec le vert des chaumes en croissance et avec la teinte jaune clair des tiges et des feuilles approchant de la maturité. L'absence de pousses secon-

dares y maintient une uniformité qu'on ne peut obtenir ni des Céréales d'hiver, ni des Blés de printemps, sélectionnés en vue de leur haut rendement, dans les sols riches de la Flandre et de la Limagne.

L'étudiant doit porter son attention sur le choix des régions où il propage les lignées pures. Il évite de cette façon bien des difficultés, indépendantes des qualités du matériel à suivre; la fertilité des sols riches trouble les observations, limite le nombre des individus qui donnent plus de tiges et par conséquent diminue la précision; elle introduit des causes accessoires d'incertitude qui font perdre les avantages d'une longue succession d'efforts; car une seule opération mauvaise, par exemple, un excès de fumure déterminant la verse prématurée des chaumes trop lourds, cause plus de trouble que le mélange accidentel de semences dont l'évidence est immédiate dans les cultures clairsemées et de vigueur modérée. Les qualités spéciales des Orges de Brasserie répondent à cette exigence.

Or, une série de quatre générations successives de cultures d'Orges renfermant 24 millions d'individus permet de suivre au cours d'une expérience près de 100 millions de descendants d'une seule plante. Le degré de certitude qui résulte de l'examen d'une descendance aussi multipliée dépasse, à mon avis, les limites qu'on peut exiger de n'importe quel autre matériel, même celles que donneraient des cultures pures de microbes.

Si l'on admet que les modifications passagères et fluctuantes, dues à la seule nutrition des individus d'une même génération sont de la même nature que les modifications apportées par la fécondation, on est en droit de prétendre qu'une épreuve de cinq années avec une Orge pure pédigrée fournit des arguments aussi précis au point de vue de l'unifor-

mité de la transmission héréditaire des caractères que ceux qui résultent de la succession de 1.000 générations de plantes dont les difficultés de contrôle réduisent le matériel observé dans la proportion de 200 à 1. Autrement dit, l'observation pendant cinq générations d'Orges de Brasserie dans les conditions qui ont été décrites fournit, en ce qui concerne l'hérédité normale des caractères de la lignée, un degré de certitude qu'on ne pourrait obtenir que par l'examen durant un millier de générations fait sur des lignées de Pois dont un même expérimentateur ne peut contrôler chaque année que

$$\frac{24.000.000}{1.000.000} \times 5, \text{ soit } 1.200 \text{ individus.}$$

La comparaison de ces chiffres montre, avec clarté, combien il est important de faire un choix approfondi du type de plante, de la nature du sol et des circonstances de croissance dans les études de la transmission des caractères.

*
* *

Les lignées pures dérivent, chez les Orges, de la reproduction continue des descendants d'une seule plante. Le choix des individus souches des lignées suppose une série de précautions minutieuses pour obtenir les meilleurs résultats. La principale consiste à éviter toute circonstance pouvant déterminer la *fécondation croisée*. La possibilité de fécondations accidentelles chez les Céréales, ordinairement autofécondées, n'est pas absolument écartée dans tous les cas, et pour permettre au lecteur de les éviter, il y a lieu de donner un rapide aperçu des circonstances qui accompagnent la pollinisation dans les Avoines, les Blés et les Orges.

Par une belle matinée de juin, dans le champ d'expérimentation où l'on a rassemblé des cen-

taines de lignées de ces trois Céréales, on peut assister en quelques heures aux conditions de la pollinisation les plus défavorables au maintien de la pureté. Les inconvénients du voisinage de plantes hétérogènes sont rarement réalisés dans les champs de grande culture et presque toujours le mauvais temps, la rosée ou le ciel couvert limitent encore les chances de leur intervention.

Examinez une hampe épanouie d'Avoine; quelques épillets portés sur de longs pédoncules flexibles sont gonflés; leurs glumes légèrement écartées laissent apercevoir des anthères flétries et vides à l'extrémité des filets tirebouchonnés; un ou deux épillets montrent à l'extrémité de leurs glumes et de leurs glumelles la poussière jaune d'un pollen tout frais que la brise va disséminer; la plupart des autres épillets sont encore fermés. Avec un peu d'habitude, en tenant compte de la position respective sur la grappe des épillets qui sont fécondés et de ceux qui portent quelques grains de pollen éparpillés, l'expérimentateur reconnaît l'épillet où se produira la pollinisation quelques instants plus tard.

A 5 heures du matin, l'épillet est, en apparence, identique à ses voisins; tout au plus constate-t-on une sorte de tension à la surface du bourrelet d'attache et un écartement d'un ou de deux millimètres des bords membraneux des glumes. L'ouverture des glumes se produit irrégulièrement et par secousses; à 5 heures 1 minute leur écartement à peine perceptible s'accroît brusquement, les pointes s'éloignent à la façon des branches d'un compas et laissent entre elles un intervalle de 7 à 8 millimètres par lequel il est facile d'observer ce qui se passe à l'intérieur de la fleur. Les glumelles s'écartent à leur tour et de la même façon; à 5 h. 3 minutes les anthères jaunées-blanchâtres

glissent hors de la fleur, poussées par leurs filets qui se détendent à la façon d'un ressort. Au même moment, les orifices visibles à la pointe des anthères se déchirent et le pollen s'échappe en un petit nuage couleur de soufre; les filets se recroquevillent presque aussitôt si le temps est sec, les sacs polliniques vidés s'affaissent, les anthères se flétrissent et progressivement, en une demi-heure, les glumelles reprennent leur position primitive d'emboîtement, laissant passer entre elles les filets aux extrémités desquels pendent les restes desséchés des anthères. A 5 h. 30 la fleur est de nouveau fermée et à 6 heures du matin les glumes elles-mêmes se sont rapprochées, sans reprendre cependant leur position initiale.

Deux à cinq jours plus tard, par un processus analogue, la seconde fleur de l'épillet, qui a fortement grossi après la pollinisation de la première fleur, est le siège de phénomènes semblables.

Imaginez qu'un vent sec augmente la turgescence des cellules de la base des glumelles, siège des mouvements spontanés décrits plus haut, qu'il entremêle en les secouant les rameaux flexibles de deux grappes voisines d'Avoine au même stade de floraison, il peut arriver, dans l'intervalle des quatre à dix minutes où se produit l'ouverture simultanée de deux épillets entrelacés, que du pollen de l'une des grappes réussisse à atteindre les stigmates de la fleur entr'ouverte de l'autre grappe. Dans leur course pour la fécondation, les tubes polliniques étrangers développés immédiatement peuvent arriver avant les tubes polliniques de l'individu au sac embryonnaire unique de l'ovaire. Par ce processus exceptionnel mais qu'il faut prévoir, il se produit très rarement, peut-être une fois sur un million, un grain d'Avoine résultant de la fécondation croisée.

L'événement est plus rare encore pour le Blé et l'Orge dont les fleurs groupées en épi ne s'entremêlent pas avec les fleurs des épis voisins. Chez le Blé, l'épillet à point à 6 heures s'ouvrira en quelques minutes; à 6 heures 15 les anthères sont vides et à 6 h. 30 les glumes et glumelles ont repris leur position primitive enfermant rigoureusement l'ovaire. Chez certaines formes d'Orges à deux rangs les plus favorables, l'ouverture des glumelles commencée à 7 heures sera suivie 5 minutes plus tard de la sortie des filets, de la dispersion du pollen et de la fermeture; les barbes contribuent par leur rigidité à limiter l'écartement de la glumelle dorsale, seule mobile; le bourrelet de base d'attache sur l'épi limite les mouvements d'ouverture et de fermeture de l'épillet.

Ainsi, la fécondation croisée peut se produire très exceptionnellement chez l'Avoine, environ une fois pour 1 million de graines récoltées, encore plus rarement chez le Blé, soit dans les cas favorables 1 fois pour 10 millions de graines et plus rarement encore chez l'Orge, soit proportionnellement et toutes les conditions égales, 1 fois pour 20 millions de graines récoltées. Dans la culture de 20 hectares à laquelle j'ai fait allusion plus haut il y aurait une seule chance d'avoir une plante résultant de la fécondation croisée, en admettant que dans la génération précédente deux plantes d'Orges de lignées différentes se soient développées en voisinage.

Pour éviter même ce cas exceptionnel, il est facile, chez le Blé et l'Orge, de faire un choix de lignées pures rigoureusement isolées par leur propre mode de croissance. J'ai découvert, dans l'une et l'autre Céréale, un très grand nombre de lignées chez lesquelles la fécondation se produit à l'intérieur de la gaine supérieure du chaume; on reconnaît les individus qui présentent cette qualité à un caractère

visible sur le chaume mûr; la gaine supérieure est très gonflée, plus gonflée qu'elle ne l'est généralement pour les lignées chez lesquelles la floraison se produit à l'air libre. L'expérimentateur qui visite ses cultures chaque jour remarque les plantes appartenant aux lignées douées de cette *fécondation cléistogame* au caractère suivant : les plantes cléistogames conservent pendant plusieurs jours leurs gaines foliaires gonflées avec épis inclus et à croissance ralentie, alors que les lignées à fécondation libre donnent rapidement des épis saillants, dont l'allongement diminue d'ailleurs à l'époque de l'ouverture des épillets.

Il n'est pas impossible de trouver des phénomènes analogues de cléistogamie chez les Avoines, surtout dans le grand groupe des Avoines à panicules unilatérales; mais ici, en raison même de l'épanouissement des grappes et du développement successif de rameaux, il reste toujours quelques épillets retardataires, sujets à la fécondation croisée par le processus décrit plus haut ¹.



La vérification de la pureté des lignées à chaque génération, à partir de l'individu qui en est le point de départ, donne lieu à l'inscription sur un livre de culture de toutes les particularités intéressantes concernant la croissance, la floraison et la maturation.

1. Cette particularité n'a qu'une importance relativement faible pour la conservation de la pureté des lignées ordinaires. Elle en offre une énorme lorsqu'il s'agit de suivre des lignées hybrides dont une partie des fleurs restent stériles par suite de l'avortement du pollen, ce qui est très fréquent. Il arrive alors que les fleurs, unisexuées par suite de l'avortement des étamines, attendent la fécondation, glumes et glumelles ouvertes, exactement comme celles du Seigle dont le mode de floraison favorise la fécondation croisée.

S'il s'agit d'une Orge de Brasserie, on inscrit les tailles des grains, classés par leur passage dans un crible formé de tamis superposés qui les séparent au quart de millimètre d'épaisseur près et aussi le nombre de grains par épi, la longueur des épis et la longueur des chaumes correspondants, évaluées en millimètres et en centimètres.

L'ensemble des données, relevées de génération en génération depuis la plante unique jusqu'à la cinquième génération par exemple, constitue l'histoire de la lignée et le livre où l'on inscrit les résultats est désigné par le nom anglais *stambook*; le soin avec lequel il est rédigé est un facteur de succès.

On dit qu'une lignée a un *pédigrée*, c'est-à-dire une histoire sans lacunes, lorsque l'expérimentateur n'a négligé aucune des observations nécessaires pour s'assurer du maintien des qualités au cours des générations successives. Ce qualificatif s'applique naturellement aussi aux lignées résultant de la fécondation croisée, mais ici le *stambook* est tenu en partie double, l'une donnant l'histoire de l'ascendance mâle, l'autre l'histoire de l'ascendance femelle.

Il résulte de la définition donnée plus haut de la lignée pure qu'on ne doit pas trouver parmi ses représentants un individu tellement divergent de l'ensemble qu'il soit possible de lui donner un qualificatif spécial exprimant un caractère discontinu. Dans la lignée pure, il n'y aura pas d'individus à épis blancs disséminés çà et là parmi les individus à épis bruns. Mais on pourra reconnaître des degrés dans l'épanouissement des caractères *fluctuants*, c'est-à-dire des modifications dues à des différences de nutrition des individus, analogues à celles qu'on peut observer sur les fragments multipliés par bouture d'une même plante.

CHAPITRE II

Les lois biométriques de l'hérédité fluctuante.

Comparaison des lignées pures, des lignées croisées et des populations homogènes. — Découverte de relations numériques entre les degrés de développement des caractères fluctuants. — Influence du milieu.

Définition des caractères fluctuants par la continuité. — Séries numériques représentant la loi de déviation; binôme de Quételet appliqué aux phénomènes périodiques.

Premiers travaux de Galton; loi de la Réversion. — *Loi de l'Hérédité ancestrale*; séries proposées par Galton, par Pearson.

Méthode dite des Déviations équilibrées. — Analyse de la notion d'équilibre des caractères fluctuants; action et réaction. — *Loi numérique de la Régression*; son emploi pour la sélection.

Étude des corrélations. — Symboles et formules employés en biométrie. — Indice de variabilité ou *déviation standard*. — Coefficients de corrélation de certains caractères du squelette humain. — Corrélation héréditaire. — Indices proposés par Pearson pour évaluer la transmission des caractères chez l'Homme. — Précautions à prendre dans leur emploi.

L'examen des qualités particulières des lignées pures pédigrées a montré qu'on pouvait admettre l'identité héréditaire des enfants et des parents. En effet, par des procédés de multiplication, communs chez les Végétaux, on sait obtenir d'un même individu des centaines et des milliers de bourgeons qui donneront autant de plantes que l'on voudra ;

de même, certaines lignées autofécondées donnent à partir d'un individu unique sans diminution de fécondité des centaines d'individus nés de graines. En définissant la *lignée pure*, l'ensemble des êtres n'offrant entre eux pas d'autres différences que les fragments d'un même individu, on admet implicitement que la transmission des caractères est aussi complète par la reproduction sexuée que par la multiplication végétative.

Il suffit donc d'établir qu'il existe des lignées offrant cette uniformité. J'ai montré comment on peut, en moins de six années, avec les Orges de Brasserie, obtenir des lots de 24 millions d'individus dérivés d'un grain et répondant à ces conditions. J'ai d'ailleurs vérifié par des mesures, exécutées chaque année sur des milliers de plantes de chaque génération, que la transmission de la hauteur des chaumes, de la longueur des épis, des nombres de grains par épi, de la compacité des épis et de la taille moyenne des grains était complète¹.

D'autre part, les recherches du savant danois Johannsen (1903) ont prouvé que, dans les lignées pures, la sélection n'a pas d'effet durable, les fluctuations de la descendance des individus extrêmes ayant les mêmes limites et les mêmes maxima que les fluctuations des descendants des individus moyens.

Il résulte des définitions et des vérifications obtenues que l'hérédité normale se manifeste dans toute sa force, sans aucune déviation, dans certaines familles qui se multiplient sans dégénérer après autofécondation répétée et constante. Pour ces lignées, il n'y a pas de problèmes de l'hérédité, en raison même de la pureté indéfinie du matériel.

1. L. Blaringhem. L'Amélioration des Orges de Brasserie, Paris, 1911.

L'objet de ce chapitre est de montrer que les mêmes lois de l'hérédité fluctuante s'appliquent aux lignées croisées, avec des restrictions dues, non pas à la nature des caractères transmis, mais à l'action de facteurs mis en jeu par les combinaisons sexuelles et les fécondations diverses, qui, agissant sous l'influence de circonstances étrangères à la lignée, sont pour ainsi dire l'expression du hasard.

Il est intéressant de montrer, en particulier, que les déviations apportées aux caractères par la nutrition sont exactement de la même nature que celles qui dérivent de la fécondation croisée suivie d'une fécondité illimitée. En vérifiant cette règle pour les caractères à oscillations constantes et continues, on est autorisé à perdre momentanément de vue le problème même de l'hérédité pour ne traiter que celui de la variabilité en général sous l'action des facteurs généraux compris par les termes : milieu ambiant.

On reconnaît ainsi que beaucoup de causes accidentelles, qui n'ont rien à faire avec l'hérédité, modifient l'aspect extérieur des individus composant les générations ; qu'il est légitime par conséquent d'éliminer leur action propre et indépendante des tendances héréditaires en les ramenant à des valeurs moyennes déduites de l'application du calcul des probabilités à un nombre limité d'observations et, par conséquent, qu'il est possible de prévoir les déviations probables des lignées croisées et des populations qui en dérivent aux règles ordinaires de l'hérédité normale.

Dans un troupeau, tous les Moutons, à moins qu'ils ne soient de couleur différente, paraissent semblables et cependant le berger comme le chien de garde y distinguent des individus qu'ils surveillent ou harcèlent plus que les autres. De même,

nous avons une tendance naturelle, due aux rapports quotidiens, à exagérer les divergences entre les Hommes au milieu desquels nous vivons; les besoins de la vie courante poussent à attribuer à des détails négligeables une importance excessive qui atténue sensiblement la netteté des caractères de race, de lignée, de famille et cache leur transmission héréditaire, qui est complète.

Des méthodes perfectionnées de classement et d'analyse permettent d'éliminer par la pensée les influences multiples de ce qu'on est convenu d'appeler le *milieu*, ensemble de conditions physiques, chimiques, biologiques et sociales qui provoquent des réactions multiples et modifient à chaque instant l'aspect et les qualités innées des individus. Une sélection millénaire a supprimé les formes les plus stables pour laisser subsister celles qui réagissent sans souffrir et s'adaptent avec la plus grande facilité aux conditions de vie ambiante. Il en résulte une persistance des formes les plus sensibles à l'action du milieu, qui se traduit par la succession en apparence désordonnée d'oscillations, d'accentuation ou de régression des caractères les plus apparents. Pour suivre avec fruit l'exposé des lois de l'hérédité, il faut donc apprendre à distinguer les caractères qui paraissent ou sont indépendants du milieu, des caractères qui sont dominés par lui.

Les caractères indépendants du milieu sont presque toujours utilisés pour définir les espèces, les races et les variétés; leur étude est l'objet des chapitres suivants. Les caractères soumis à l'influence du milieu ou *caractères fluctuants* sont trop mobiles, en général, pour être utilisés avec fruit dans la Classification; ou bien ils expriment des degrés peu marqués dans la taille et le poids des organes et doivent être mesurés avec une unité

convenablement choisie, ou bien ce sont des nombres d'organes, superficiels ou profonds, tels que les nombres de feuilles d'un Végétal, des poils répartis sur une étendue limitée de la peau d'un Mammifère, des écailles ou des arêtes d'un Poisson, des vertèbres d'un Reptile, etc.

La variabilité fluctuante a été récemment l'objet de nombreux travaux, base d'une Science étudiée pour elle-même depuis quelques décades seulement, connue sous le nom de *Biométrie*, ou Science de la mesure des êtres vivants. Son fondateur est l'astronome belge Quételet qui, dès 1845, dans une série de lettres adressées au Grand-Duc de Saxe-Cobourg et Gotha, exposa une théorie remarquable du calcul des probabilités appliqué à l'Homme. Plus tard, il fournit une série d'études sur la mesure des organes et la périodicité dans le *Bulletin* et les *Mémoires de l'Académie de Bruxelles* (1850-1880).

C'est surtout en Angleterre et aux Etats-Unis que les recherches biométriques furent activement poussées. F. Galton, à partir de 1888, dans son célèbre ouvrage sur *l'hérédité naturelle*, K. Pearson¹ à partir de 1894 avec une pléiade de collaborateurs et, plus récemment, Davenport dans *Statistical Methods* en ont exposé les principaux résultats. On trouvera dans ce dernier ouvrage², en plus de tables numériques d'un emploi commode, une bonne bibliographie du sujet.

J'ai proposé en 1905 et j'ai adopté dans mes recherches sur l'hérédité normale, la *définition* suivante des caractères *fluctuants* :

1. K. Pearson. The Grammar of Science, 2^e édit. Londres, 1900.

2. Davenport. Statistical methods, New-York, 2^e édit. 1904.

« Disposant d'un nombre considérable d'individus élevés dans les mêmes conditions, on dit qu'un caractère commun à cette population est fluctuant lorsqu'on peut toujours trouver un état intermédiaire entre deux états aussi rapprochés que possible du caractère ».

Elle correspond à la définition du continu par les Géomètres.

Les Biométriciens admettent que cette continuité exprime l'addition des réactions à un très grand nombre de facteurs d'égale importance, de telle sorte que l'état constaté sur chaque individu paraît être le résultat du hasard. Il faut donc écarter des caractères fluctuants tout caractère, même variable, dont la réaction à un facteur externe ou interne spécial dépasse de beaucoup la somme des réactions dues à l'ensemble des autres facteurs.

Ainsi, il faudra traiter à part l'influence du sexe ; dans l'espèce humaine notamment, les différences de taille, de résistance, d'émotivité sont très grandes entre l'Homme et la Femme ; mais il est possible de les négliger dans l'étude biométrique des caractères fluctuants des enfants en bas âge.

De même, la vie à l'obscurité fait disparaître les pigments ornementaux de tous les êtres, les taches colorées de la peau des animaux, de la corolle des fleurs et des tiges souterraines ; c'est une cause de premier ordre d'hétérogénéité, alors que la nutrition plus ou moins abondante, l'espace libre, le sol profond n'introduisent que des variations de second ordre. L'étude de la fréquence et de l'intensité des taches colorées d'une population, dont un tiers des individus se seraient développés dans une cave et les deux autres tiers à la lumière même diffuse ne pourrait être prise en exemple des règles habituelles de la Biométrie, car le matériel ne répond pas à

la notion d'homogénéité exigée. Ou plutôt, l'application des méthodes de la Biométrie fera apparaître dans ces populations hétérogènes des groupes différenciés qu'il y a lieu de traiter à part. La distinction des lignées ou des groupes hétérogènes dans un lot d'individus ne sera pas étudiée dans cet ouvrage; il en a été question dans l'exposé des *Transformations brusques des êtres vivants*¹.

Ces réserves faites, on constate que tout individu hermaphrodite et autofécond, ou tout couple formé d'êtres semblables ne donne pas naissance à des individus identiques aux procréateurs; mais l'ensemble de la descendance conserve, dans les générations successives, des traits généraux qui ne laissent aucun doute sur la transmission exacte de chaque caractère fluctuant en particulier, avec sa moyenne et ses limites.

Quételet réussit à préciser les traits généraux de cette transmission et à en reconnaître la nature. Il établit ce fait capital: les *oscillations* qui mesurent l'écart des caractères fluctuants d'une valeur moyenne, caractéristique de la population, *obéissent à la loi mathématique des déviations*. Autrement dit, la fréquence des déviations est liée à leur intensité.

L'une des formules algébriques qui a été proposée par Quételet pour traduire cette liaison est fournie par la série croissante, puis décroissante après un maximum, des coefficients numériques du développement du binôme

$$(a + b)^n$$

où n est le nombre de *classes* dans lesquelles l'observateur répartit les individus.

1. L. Blaringhem. *Les Transformations brusques des êtres vivants*. Livre V. Fluctuations et Mutations, p. 225-260.

TABLEAU I

RÉPARTITION THÉORIQUE DES INDIVIDUS
D'UNE POPULATION HOMOGÈNE
EN n CLASSES OU DEGRÉS DE FLUCTUATIONS

Pour	la série est										Population			
$n = 2$			1		2		1				$4 = 2^2$			
$n = 3$			1		3			3		1	$8 = 2^3$			
$n = 4$			1		4		6		4	1	$16 = 2^4$			
$n = 5$			1		5	10		10	5	1	$32 = 2^5$			
.....													
.....													
$n = 10$			1	10	45	120	210	252	210	120	45	10	1	$1024 = 2^{10}$
n	1	$\frac{n}{1}$	$\frac{n(n-1)}{1.2}$	$\frac{n(n-1)(n-2)}{1.2.3}$	$\frac{n(n-1)}{1.2}$	$\frac{n}{1}$	1	2					

■
* *

Quételet a découvert le principe et la généralité de la loi du groupement des déviations fluctuantes; Galton en a expliqué le sens et la portée. Les différences des êtres traduites par les fluctuations proviennent exclusivement des réactions à une multitude de petites influences indépendantes les unes des autres, formant des combinaisons variées qui ont toutes un nombre égal de chances de se produire. C'est ainsi qu'il a introduit le calcul des probabilités dans l'étude des réactions des êtres vivants au milieu ambiant.

Il suffit de permettre à l'une de ces petites influences de prendre le dessus sur ses congénères pour constater une altération à la loi de déviation. A l'uniformité des degrés et à l'équilibre des formes qui résultent de l'interaction de multiples facteurs d'égale importance, il faut opposer la sélection, c'est-à-dire le déséquilibre voulu, l'isolement des groupes extrêmes, des plus forts ou des plus faibles,

qui n'est autre chose que l'isolement d'une influence particulière à laquelle l'expérimentateur accorde une importance exceptionnelle. Ainsi le choix des nains ou des géants correspond presque toujours à l'isolement de l'influence particulière de la nourriture par défaut ou par excès. La sélection d'un groupe, d'une classe de fluctuations, entraîne donc un déséquilibre dans la manifestation des réactions et détruit la régularité de répartition des degrés du caractère. *Les lois de la variabilité fluctuante ne sont donc valables que pour des populations non sélectionnées.*

Galton reconnut aussi le parallélisme des effets de la loi des déviations et des effets de l'hérédité des fluctuations. « Les actions héréditaires, dit-il, doivent s'exercer d'accord avec la loi de déviation et s'y conformer elles-mêmes en quelque sorte. Cette conformité doit exister pour chacune des actions prises à part et indépendamment des autres... Lorsque cette idée se présenta à mon esprit, je vis sur-le-champ que très peu d'expériences suffiraient pour arriver à la solution du problème ¹. »

Après bien des tâtonnements, Galton choisit comme matériel d'études les graines des Pois de senteur qui convenaient parfaitement au contrôle par leur taille régulière, par leur homogénéité, par l'autofécondation assurée et par la productivité des plantes. Il pesa 9 lots de graines destinés aux semis, chacun d'eux formé de 7 paquets contenant 10 graines de même poids. Les graines lourdes correspondaient à la déviation $+3$, les plus légères à la déviation -3 avec les intermédiaires -2 , -1 , 0 , 1 , 2 . Grâce à l'obligeance de quelques amis, il put cultiver et récolter le produit complet de 7 lots, deux seulement n'ayant pas réussi. Il eut ainsi la descen-

1. *Revue Scientifique*, 27 octobre 1877.

dance $7 \times 7 \times 10 = 490$ graines dont il pesa les produits avec soin.

Or, il constata que la variation des produits des petites graines était égale à celle des produits des grosses graines, ce qui explique comment l'équilibre est rétabli à chaque génération. Il vérifia aussi que les extrêmes tendaient tous à donner des produits voisins de la moyenne et que cette *réversion* suit une loi très très simple : « *Entre la déviation du poids moyen des produits pris en général et la déviation de la graine mère, il y a un rapport constant.* »

En suivant les descendants d'une seule graine de taille moyenne, il nota dans la première génération des différences qui représentent la variabilité fluctuante sous sa forme la plus claire. La tendance à des écarts plus considérables augmente à la seconde génération, mais elle est atténuée par l'effet de la réversion ; à la troisième génération l'écart augmente encore, mais l'effet de la réversion est aussi plus accusé. Ces écarts et ces réversions continuent jusqu'à ce que les progrès de la variabilité aient été exactement neutralisés par l'opposition croissante de la force de réversion. « Celle-ci obéit exactement aux lois qui régissent les ressorts élastiques ; plus la tension à laquelle on la soumet est grande, plus elle tend à revenir sur elle-même ; aussi l'équilibre doit-il finir par s'établir. »

On conçoit maintenant l'enchaînement des faits et des idées qui ont conduit Galton à édifier une *théorie mécanique de l'hérédité des caractères fluctuants*. Une série d'observations coordonnées et de raisonnements serrés lui ont permis d'assimiler les phénomènes de groupement des descendances autour de leurs progéniteurs aux lois de l'équilibre d'un fléau de balance dont les oscillations reviennent périodiquement au point de départ. L'égalité de l'action et de la réaction domine les fluctuations

au même titre que les mouvements imprimés à un corps oscillant; les mêmes formules peuvent exprimer des faits qui sont du même ordre. Galton a donc imité le physicien et posé le problème de l'hérédité des fluctuations en utilisant des symboles ayant une signification identique à celle des symboles employés en mécanique; il en a établi les formules et déduit des corollaires dont la vérification constatée sur des matériaux variés justifie la généralisation.

L'expression numérique des relations qui unissent les parents aux enfants a été l'objet de nombreuses déterminations. Un des résultats les plus simples obtenu par Galton est que la « descendance tient la moitié de son héritage total de ses parents immédiats, le quart de ses grands-parents, le huitième de ses arrière-grands-parents et, ainsi de suite, chaque influence diminuant en progression géométrique de raison un demi ».

La *loi d'hérédité ancestrale*¹, nom que l'auteur a donné à cette règle, n'est certainement pas applicable à la série des caractères qualitatifs indépendants de la nutrition dont il a été question plus haut; il est peu probable aussi qu'elle régit tous les caractères dont la fluctuation est en relation directe avec la croissance, car il n'est pas rare que les caractéristiques infantiles diffèrent notablement des caractéristiques des adultes.

On éprouve, d'autre part, des difficultés réelles à établir les causes de l'incorrection de cette loi dans plusieurs domaines et, en tout cas, sa portée générale a été confirmée dans ces dernières années par les travaux du savant danois Johannsen qui l'exprime

1. Galton. The average of each several ancestor to the total heritage of the offspring. *Proceed. Roy. Soc. London*, vol. LXI, p. 402, 1897.

ainsi : « L'influence individuelle des parents quelque peu éloignés ne se fait guère sentir en ce qui concerne l'intensité de qualités variant avec le milieu ou avec l'éducation. »

M. K. Pearson a repris cette hypothèse en la modifiant légèrement. Il a établi par l'analyse détaillée de quelques exemples précis que l'influence relative des générations décroît plus vite à partir de la quatrième.

La loi d'hérédité ancestrale de Galton s'exprime en effet dans la pratique par la série :

$$1, \frac{1}{2}, \frac{1}{4}, \frac{1}{8}, \frac{1}{16}, \frac{1}{32} \text{ etc.}$$

c'est-à-dire en traduisant en décimales l'influence des parents, des grands-parents, etc... est comme 1 est à 0,5 pour les parents, à + 0,125 pour les grands-parents, à + 0,03375, etc.

La série proposée par Pearson est, pour l'Homme :
0,6244 + 0,1988 + 0,0630, etc.

les parents et les grands-parents ayant une action plus marquée avec coefficient plus élevé ce qui, pour un total égal 1, doit, par différence, atténuer l'influence des générations reculées.

La série trouvée pour les Chiens et pour les Chevaux diffère légèrement et correspond aux fractions :

1/2 pour les parents directs.

1/3 pour les grands-parents.

2/9 pour les arrière-grands-parents, etc.

Il n'est d'ailleurs pas prouvé que la progression décroissante des séries soit identique pour tous les caractères fluctuants d'une même lignée, ni même qu'il y ait une relation régulière suivie dans ses grands traits. Toutefois, l'analyse de chaque groupe de plantes permet de découvrir des corrélations entre la plupart des caractères fluctuants, corrélations qui doivent, en dernier ressort, se tra-

duire par la proportionnalité des termes des séries correspondantes.

Il y a des caractères qui sont extrêmement sensibles à l'action du milieu, tels que la taille des tiges, la longueur des épis, les nombres des rameaux sur les grappes, des épillets sur les épis ; leurs fluctuations sont directement et très visiblement modifiées par l'abondance des pluies, par la température douce et surtout par la quantité de sels azotés mise à la disposition des plantes.

Il y a des caractères, fluctuants eux aussi, qui sont indépendants en quelque sorte de la nourriture ; par exemple, la plupart des rapports des qualités mesurables énoncées ci-dessous :

$$\text{Compacité} = \frac{\text{Nombre de rameaux des grappes}}{\text{taille des tiges}} \quad \text{ou encore}$$

$$\text{Densité des épis} = \frac{\text{Nombre des épillets}}{\text{longueur des épis}}.$$

Sans doute ces rapports fluctuent, dans la somme des qualités transmises, pour une part notable à cause des facteurs accidentels ; mais la part de l'influence des ancêtres est beaucoup plus élevée que celle des facteurs immédiats. On sait, en tout cas, régénérer rapidement et complètement, par un changement de milieu, des lignées qui ont subi des altérations particulières, assez graves pour persister pendant plusieurs générations si l'on n'introduisait pas de changement dans les conditions de vie.

Galton, dans son ouvrage *Hereditary Genius*, a donné un procédé simple qui permet de mettre à part chacune des influences de nature essentiellement différente. Il consiste à chercher pour chaque caractère la proportion de variabilité qui résulte des facteurs immédiats et à introduire ce terme cor-

rectif dans la détermination des termes de la série qui exprime la *loi de l'hérédité ancestrale*. En ce qui concerne les qualités psychologiques et mentales, l'influence du milieu peut être appelée l'éducation personnelle de chaque membre de la lignée.

Supposons qu'un enfant tienne les $9/10$ d'une qualité de ses parents et que le $1/10$ complémentaire soit le résultat de son éducation personnelle. En remontant aux générations antérieures et en admettant que la part de l'éducation reste la même on doit trouver

$\frac{9}{10}$	de la qualité chez les parents.
$\frac{81}{100}$	— — les grands-parents.
$\frac{729}{1000}$	— — les arrières-grands-parents.

On additionnera ensemble les influences successives dues au milieu et à l'éducation de façon que le caractère, dont le développement est 1, puisse être décomposé en ses parties dues aux ascendants et en ses parties dues au milieu :

$$1 = \frac{1}{10} + \frac{9}{10}$$

$$1 = \left[\frac{1}{10} + \frac{9}{100} \right] + \frac{81}{100}$$

$$1 = \left[\frac{1}{10} + \frac{9}{100} + \frac{81}{1000} \right] + \frac{729}{1000} \dots$$

On arrive ainsi peu à peu à éliminer l'influence des ancêtres représentée par la dernière fraction, car son numérateur diminue constamment tandis que le dénominateur reste le même. Par compensation, la part due au milieu apparaît de plus en

plus grande et pour certains caractères cette part peut être presque totale au cours d'un nombre de générations peu élevé. On se trouve alors en présence d'un cas typique d'*hérédité de caractère acquis*. Mais ce sujet doit être traité dans un autre ouvrage qui sera consacré à l'analyse de phénomènes plus complexes encore et sur lesquels les biologistes modernes ont les points de vue les plus opposés.

* *

Il existe une autre méthode pour mettre en évidence la part de l'influence ancestrale dans le degré de développement des qualités fluctuantes. Cette méthode dite des *déviation*s a été, comme la *loi d'hérédité ancestrale*, peu à peu perfectionnée pour aboutir à des procédés techniques d'une précision très satisfaisante. Il est bien évident d'ailleurs que le gain en précision dans les formules sous-entend multiplicité de mesures et précautions plus grandes dans l'évaluation des erreurs.

Le principe de la méthode de corrélation a été exposé dans sa plus grande simplicité par Galton avec l'exemple donné plus haut (page 61) du poids des graines d'une population homogène de Pois de senteur (*Lathyrus odoratus*). Dans le calcul même des relations, il fait intervenir la règle de Quételet des déviations probables, dont le schéma est fourni par les séries des coefficients équilibrés du binôme.

Sans entrer dans un exposé théorique, qui devrait ici être trop condensé pour être clair, je vais en donner une application simple en faisant remarquer tout d'abord que les biométriciens qui manient ces méthodes de calcul depuis une trentaine d'années y ont apporté des perfectionnements de détail remarquables, suggérés par des tâtonnements multiples et

des vérifications de plus en plus parfaites. Mais, en raison même des perfectionnements, l'idée directrice n'est pas toujours exposée avec une clarté suffisante pour être saisie par les lecteurs non initiés.

La forme aplatie des graines de *Lathyrus* permet la mesure exacte de leur diamètre. Galton utilisa cette propriété et reconnut que les diamètres moyens exprimés en centièmes de pouce anglais avaient des valeurs moyennes se correspondant assez exactement au cours de deux générations successives. La première série de chiffres donne la taille des graines des parents ; la seconde série la taille moyenne des graines des enfants, provenant de chaque lot de parents placé au-dessus :

Taille des parents	15	16	17	18	19	20	21
Taille moyenne des enfants	15,3	16	15,6	16,3	16,0	17,3	17,5

La taille moyenne des parents était voisine de 18 ; celle des enfants est 16,3. On peut, par un simple changement d'origine et des échelles utilisées pour les mesures, ramener les moyennes à coïncider et éliminer par ce changement de coordonnées l'action immédiate du milieu.

Le tableau précédent devient :

Taille des parents	83	89	94	100	106	111	117
Taille moyenne des enfants	94	98	96	100	98	106	107

La règle de Quételet met de suite en évidence que les chiffres de la deuxième série ne sont pas l'expression vraie du phénomène. On peut lui substituer une série plus exacte, et dans la suite on donnera le nom de série *observée* aux chiffres mêmes obtenus dans les mesures par les observateurs et le nom de série *calculée* à la série régulière image de la série de Quételet, qui a le plus grand nombre possible de

points communs avec la série observée. D'où :

Taille moyenne des enfants observée	94	98	96	100	98	106	107
Taille moyenne des enfants calculée	94	96	98	100	102	104	106

Il est commode de mettre en relief l'équilibre de ces données par un nouveau changement d'origine, d'où la succession des trois séries :

Taille des parents	- 17	- 11	- 6	0	+ 6	+ 11	+ 17
Taille moyenne des enfants observée	- 6	- 2	- 4	0	- 2	+ 6	+ 7
Taille moyenne des enfants calculée	- 6	- 4	- 2	0	+ 2	+ 4	+ 6

Que les chiffres trouvés pour la taille moyenne calculée dans le cas particulier de l'expérience de Galton ne concordent pas, à une forte marge près, avec les chiffres observés, ceci n'a pas pour les *biométriciens* une importance capitale. Ils affirment qu'on aurait pu obtenir théoriquement un nombre beaucoup plus considérable de *Lathyrus* enfants par la greffe et par la conduite à maturation des bourgeons avortés ou peu développés des parents ; on aurait pu aussi, en retardant d'une année le triage, prendre un nombre beaucoup plus considérable de parents dans chaque classe ; avec le nombre croissant des descendants, les écarts des chiffres observés et des chiffres calculés doivent diminuer pour disparaître complètement à la limite, par rapport aux erreurs individuelles faites au cours des mesures.

Les seuls chiffres importants sont donc ceux de la série équilibrée, c'est-à-dire calculée, dont bon nombre d'éléments s'accordent avec la série observée. Or, la série calculée met en évidence une règle tout à fait remarquable :

Le rapport de la déviation de la moyenne des enfants à la déviation de la moyenne des parents est constant et égal à 1/3.

Il suffit, dans le tableau de comparaison des enfants aux parents, de prendre chaque terme de la série des enfants comme numérateur avec chaque terme correspondant de la série des parents comme dénominateur et d'avoir la suite des rapports

$$\frac{6}{17} \quad \frac{4}{11} \quad \frac{2}{6}, \text{ dont la valeur moyenne est } 0,35,$$

pour être convaincu de la vérification de la règle énoncée plus haut, qu'on peut encore traduire de la manière suivante :

Les enfants héritent du tiers environ de la déviation des parents par rapport à la moyenne de la population ; les deux tiers de la déviation sont perdus à chaque génération.

Galton a donné à cette règle généralisée le nom de *Loi numérique de la Régression*. Elle domine la plus grande partie des travaux de sélection et fournit des indications précieuses pour la conduite des essais pratiques, surtout lorsqu'il s'agit d'opérer sur de grandes surfaces. Les méthodes plus perfectionnées adoptées par les Biométriciens donnent lieu, dans la pratique de la sélection des plantes, à des difficultés de réalisation actuellement presque insurmontables.

Pour mieux faire comprendre la portée de la Loi de la Régression de Galton, je rappelle un exemple cité par de Vries¹ à l'occasion de l'étude de la Régression au point de vue de l'évolution en général.

Le *coefficient de Régression* n'est pas naturellement le même pour toutes les espèces vivantes, ni pour tous les caractères fluctuants. Il y a lieu de le déterminer par quelques observations préalables.

Pour obtenir des épis de Maïs avec un nombre de rangées de graines très élevé, de Vries est parti

1. De Vries. *Espèces et Variétés*, Traduction Blaringhem, 1908, p. 499.

d'une variété mûrissant ses épis à Amsterdam, avec une moyenne de 12-14 rangs et des extrêmes inférieur 8 et supérieur 20 rangs. D'un épi à 16 rangs, semé en 1897, il obtint une série dont la moyenne était 15 rangs, l'extrême supérieur étant 22 rangs. Il choisit un épi de 20 rangs pour continuer l'expérience en 1898 et il répéta la même opération au cours de six générations, en choisissant chaque fois le plus bel épi parmi ceux qui avaient le plus grand nombre de rangées, soit une fois 20, puis une fois 24, puis quatre fois 22. En sept années, la sélection avait porté la moyenne de 13 rangs à 20 rangs, tandis que les épis à 8 et 10 rangs disparaissaient. Il obtint un épi remarquable à 28 rangs. L'analyse des résultats de la sélection répétée montre que la *régression* est égale aux $\frac{3}{5}$ de la déviation des parents. Le choix d'un épi à 20 rangées au lieu de la moyenne 12-14 amenait la descendance à

$$20 - \frac{3}{5} (20-13) = 16-18 \text{ rangées,}$$

et le choix d'épis à 22 rangées à

$$22 - \frac{3}{5} (22-13) = 18 \text{ rangées.}$$

Répété pendant 7 générations avec le même taux, sauf un cas qui n'a pas paru très avantageux de 24 rangées, il a fourni la moyenne de 20 rangées.

Un calcul simple indique les conditions à réaliser dans la grande culture *pour obtenir le même progrès en une seule génération* au lieu de 7. Il aurait fallu prendre un épi pourvu de x rangées de graines, de façon que $x - \frac{3}{5} (x - 13) = 20$, c'est-à-dire un épi à $x = 30$ à 32 rangées.

Dans les cultures limitées du Laboratoire, on ne trouve jamais un tel épi et le succès est purement accidentel; mais on peut calculer les chances de trouver un tel épi dans des cultures illimitées en surface. Il apparaît, d'après les séries établies sur le schéma de Quételet, qu'il faut environ 12.000 plantes pour avoir une chance de trouver un épi à 28 rangs

et 100.000 plantes pour avoir une chance de trouver un épi à 32 rangs. Si j'avais été capable, ajoute de Vries, de me procurer et d'examiner ce nombre d'épis provenant de la même population, je n'aurais peut-être pas eu besoin de plus d'une année pour arriver à la moyenne de 20 rangs ; ne pouvant le faire, j'ai dû sélectionner la forme pendant 7 années ; mais il m'a suffi de cultiver en tout environ 1.000 plantes pour conduire l'expérience au but.

*
* *

Une dernière méthode, très précieuse pour la mesure de la transmission héréditaire des caractères fluctuants des parents aux enfants, repose sur *le principe de corrélation* des degrés du même caractère observé à la fois chez les descendants et sur les parents. Avant de l'exposer, il est bon de préciser encore un peu notre langage.

Les règles de Quételet s'appliquent à l'étude de tous les phénomènes dits périodiques, qu'il s'agisse de la rectification des données recueillies par des successions d'observations physiques, météorologiques, démographiques, etc. On conçoit parfaitement qu'en limitant leur emploi à une catégorie de phénomènes biologiques déterminés et en classant les faits à étudier selon plusieurs schémas retrouvés assez fréquemment dans l'étude de la variation fluctuante ou de l'hérédité de ces fluctuations, on conçoit dis-je qu'on puisse réussir à mettre en œuvre des procédés plus simples, dont le perfectionnement particulier donnera des résultats pratiques meilleurs. Je limite les raisonnements et les descriptions qui suivent à ce que Galton appelle les *Courbes unimodales*, c'est-à-dire aux formes de séries traduisant l'oscillation d'un caractère continu et équilibré.

Dans cette hypothèse, il est relativement facile de

donner des définitions suffisamment correctes de plusieurs symboles utilisés couramment par les Biométriciens pour le classement et le groupement de leurs observations et le petit nombre de renseignements fournis ici permettra la lecture de nombreux documents publiés par Galton, Pearson, Davenport, Johannsen au cours des vingt dernières années.

Toute observation ou mesure d'un caractère variable donne une valeur V . La sériation des observations consiste à grouper les valeurs de même amplitude dans la même *classe* et à ranger les classes dans l'ordre naturel croissant des nombres indices qu'elles portent.

Le nombre des valeurs renfermées dans une classe est la fréquence f de la classe. La moyenne A ou degré du caractère exprimant le plus exactement la répartition relative des valeurs dans les classes est donnée par la formule¹,

$$A = \frac{\Sigma (V \cdot f)}{n}$$

où n est le nombre des observations et V la valeur de la classe dont la fréquence est f .

Le mode M est la classe qui renferme la plus haute fréquence.

L'indice de variabilité qui joue un rôle capital dans la détermination des courbes théoriques est donné par

$$\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma (V^2 f)}{n}}$$

Tous ces paramètres peuvent être évalués par une série d'observations ; l'approximation dépend du nombre des mesures et de l'amplitude des classes ; les

1. Le symbole $\Sigma (V \cdot f)$ exprime qu'on fait la somme de tous les produits $V \times f$ pour toutes les classes en commençant par la plus basse pour terminer par la plus élevée.

erreurs probables sont déterminées par les formules usitées habituellement en physique pour les séries analogues d'observations de phénomènes continus.

La signification de ces paramètres est précisée et fait image lorsqu'on emploie les figures et les termes en usage en mécanique.

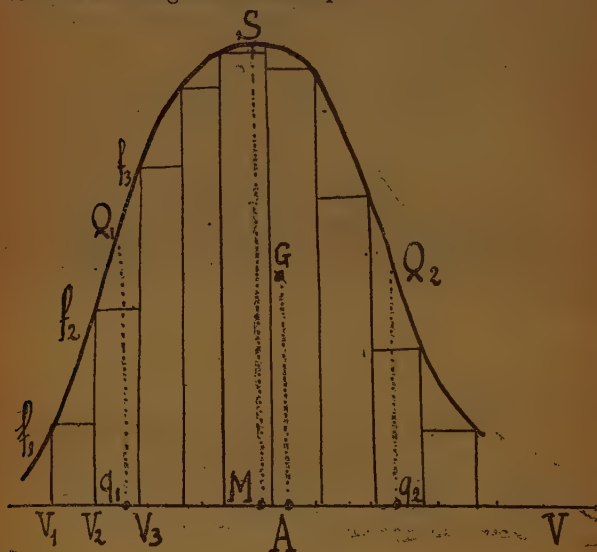


Figure 4.

Chaque classe avec la fréquence correspondante est représentée par un rectangle correspondant au produit Vf et la somme des rectangles est une surface qui correspond au groupement sur un polygone de l'ensemble des données (fig. 4). Comme dans les mesures physiques, les valeurs extrêmes doivent être éliminées; on suppose qu'elles sont dues à des circonstances exceptionnelles et ne répondent pas à la condition d'homogénéité du matériel.

Supposons le polygone construit avec assez de subdivisions en classes pour donner l'illusion d'une courbe continue, la moyenne A est l'abscisse du centre de gravité G de la surface limitée par la courbe et le mode M est l'abscisse du sommet de la courbe.

Enfin, la valeur de l'indice de variabilité σ ou *déviations standard* correspond géométriquement à la moitié de la distance des projections q_1 et q_2 , sur l'axe des valeurs V , des points Q_1 et Q_2 , c'est-à-dire qu'elle est proportionnelle à l'écart des points où la courbe change d'allure (inflexions).

La connaissance des symboles et de leur signification générale permet de comparer les caractères mesurés sur une population homogène. Les corrélations qui en résultent sont très utiles pour préciser les relations des parents aux enfants, comme nous allons le voir.

Deux caractères fluctuants sont dit *corrélatifs* lorsque à toute variation de l'un correspond une variation de l'autre dans un sens et avec une intensité définis.

La connaissance des symboles utilisés en biométrie permet de préciser et de traduire sous la forme d'une formule algébrique les relations qui lient les *déviations standards* de deux caractères fluctuants étudiés simultanément sur une population homogène. On réussit par ce procédé à exprimer la corrélation de ces deux caractères par un chiffre et à évaluer l'intimité des liaisons par un seul coefficient numérique, ce qui facilite les comparaisons.

Puisque corrélation sous-entend réciprocité, les formules qui la représentent seront symétriques, quant aux indices particuliers à l'un ou l'autre des caractères comparés.

La formule de corrélation de deux caractères proposée par Pearson s'écrit :

$$r = \frac{\Sigma (\text{déviation } v_1 \times \text{dév. } v_2 \times f)}{n \sigma_1 \sigma_2}$$

où r est le coefficient ou indice de corrélation;
 n le nombre des observations;

f la fréquence des classes dont les déviations par rapport aux moyennes V_1 et V_2 de chacun des deux caractères sont v_1 et v_2 ;

σ_1 et σ_2 sont les indices de variabilité ou déviations standards de chacun des caractères comparés.

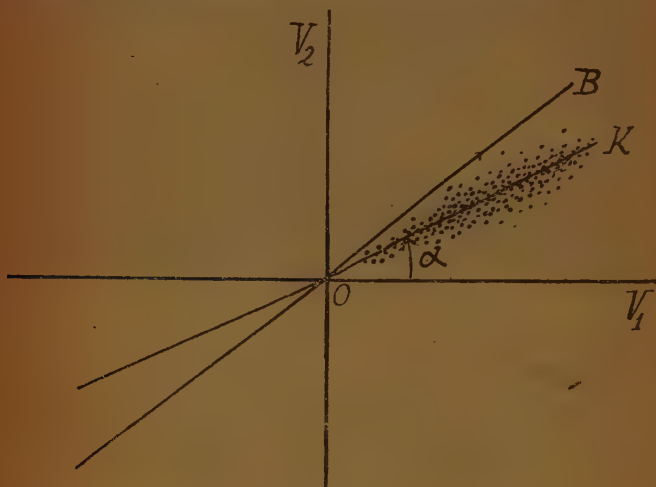


Figure 5.

On représente souvent la corrélation par une ligne (fig. 5) tracée par rapport à deux axes de coordonnées qui représentent les variations de deux caractères, soit les axes OV_1 et OV_2 . Si l'on figure par des points les fréquences des observations donnant les valeurs v_1 et v_2 , la densité de la nébuleuse formée par le rapprochement de ces points exprime la régularité de la corrélation étudiée. A la limite, la corrélation est parfaite lorsque à une déviation v_1 correspond une déviation v_2 proportionnelle. Pour $v_1 = K v_2$ où K est une constante, la ligne qui repré-

sente la nébuleuse est une ligne droite OK passant par l'origine. Si le caractère v_1 est comparé à lui-même, dans l'hypothèse d'axes de coordonnées rectangulaires, la valeur K devient 1 ; autrement dit, la nébuleuse se condense en une ligne droite bissectrice de l'angle formé par les axes de coordonnées, soit OB bissectrice de $V_1 OV_2$.

Dans la pratique, la valeur r calculée d'après la formule donnée plus haut donne la valeur de la tangente de l'angle α que fait avec l'axe OV_1 des coordonnées horizontales la ligne idéale qui a le même poids, par rapport à cet axe, que l'ensemble des points de la nébuleuse qui représentent toutes les mesures.

Celles-ci peuvent être réparties dans un tableau à double entrée dont la lecture permet de suivre les oscillations de la valeur r avec le développement de l'un ou l'autre des caractères corrélatifs. L'usage des figures et du tableau s'explique de lui-même.

Pearson et ses émules ont appliqué la méthode de calcul des coefficients de corrélation à préciser la loi biologique de corrélation des organes de Cuvier, ou de balancement organique de Geoffroy Saint-Hilaire. Chez l'Homme, l'ensemble des mesures faites, tant sur les races éteintes que sur les peuples modernes, permet de choisir avec plus de fruit les pièces du squelette et les caractères fluctuants de ces pièces qui sont les plus convenables à la définition des races. On a trouvé :

Corrélations entre les longueurs : $r =$

du fémur droit et fémur gauche. . . . 0,96

du fémur et humérus du même côté. 0,84 à 0,87

du squelette (taille) et du fémur (homme) 0,81

du squelette (taille) et du fémur (femme) 0,80

du squelette (taille) et de l'avant-bras. . 0,37

série de chiffres qui traduisent la corrélation presque

parfaite des organes symétriques et les corrélations évidentes *a priori* entre la hauteur des jambes et la taille du corps. On note l'influence relative du sexe qui introduit de légères déviations. Enfin, la faible corrélation qui est constatée entre la taille du squelette et la longueur de l'avant-bras montre que les fluctuations de ces deux éléments de la charpente humaine dépendent de facteurs notablement différents, la bonne nutrition et la marche dans le premier cas, les exercices manuels et certaines habitudes de vie au cours de l'enfance et même de l'état de l'adulte dans le second. On conçoit par ce court exposé le grand intérêt des évaluations correctes de ces corrélations.

Les corrélations étant exprimées par des chiffres oscillant de -1 à $+1$, il est possible de comparer des caractères n'ayant aucune analogie, par exemple la longueur du squelette (taille) et l'indice céphalique d'un groupe d'individus :

Corrélation entre la taille du squelette et l'indice céphalique, $r = \dots \dots \dots - 0,08$

Le signe $-$ placé devant la valeur numérique de la corrélation indique que la déviation d'un caractère se traduit par une déviation en sens opposé du caractère corrélatif.

Il suffit d'ordinaire, pour mettre en évidence les caractères corrélatifs, de distribuer les valeurs des mesures dans un tableau à double entrée (p. 79) ; la corrélation plus ou moins parfaite est traduite par le fait que, dans chaque colonne ou sur chaque ligne, le chiffre le plus élevé des séries est plus ou moins voisin d'une des diagonales du tableau, diagonale figurée par des caractères gras.

J'ai utilisé ce procédé pour l'étude des caractères corrélatifs des Orbes de Brasserie cultivées de 1906 à 1912 dans les environs de Paris.

Pour donner une idée du procédé très simple que j'ai adopté, je donne ici un exemple relevé en 1907 entre la longueur des chaumes et la longueur des épis d'une même lignée pure composée de 224 chaumes.

Corrélation vraie et apparente entre la hauteur des chaumes et la longueur des épis de l'Orge :

Longueur moyenne des épis	Hauteur des chaumes en centimètres.								TOTAL
	65	70	75	80	85	90	95	100	
7.7		1	2	8					11
7.9	1	2	10	33	22	6	1		75
8.4		1	8	37	48	10	2	1	107
8.9				2	11	12	1		26
9.4					1	1	2		4
9.5						1			1
	1	4	20	80	82	30	6	1	224

Le tableau ci-dessous qui met en évidence le nombre des chaumes (tallage) comparé à la hauteur des chaumes montre qu'il n'y a pas corrélation entre ces caractères; les chiffres moyens ne se disposent pas en diagonale :

Nombre de tiges par plantes	Hauteur des chaumes en centimètres.							TOTAL
	65	70	75	80	85	90	95	
1					1			1
2				4	5			9
3		1	3	9	11	6	2	32
4		2	7	7	5	6	1	28
5		2	7	6	3	2	2	22
6			2	3	0	1		6
7			1					1
8				1				1
	5	19	30	26	3	15		100

Il est facile de constater, par la comparaison des chiffres notés chaque année, que pour une même lignée pure placée dans des conditions analogues de croissance la distribution des chiffres traduisant la corrélation est régulière. Ce n'est pourtant point par cette comparaison des indices corrélatifs trouvés aux générations successives que la corrélation joue un rôle important dans l'étude biométrique de l'hérédité fluctuante.

Le récent succès des travaux de Pearson et de ses élèves au point de vue de l'hérédité dérive en effet d'une application ingénieuse des *lois numériques de la corrélation d'un seul et même caractère fluctuant étudié sur les parents, puis sur les enfants*.

Elle repose sur l'idée suivante qui paraît juste : Au cas où le caractère est transmis des ascendants aux enfants sans altération, la corrélation doit être parfaite; mais s'il y a une déviation du fait du changement de génération, cette déviation apparaîtra régulièrement et avec la même intensité, indépendamment des fluctuations individuelles. En conséquence, les relations numériques de corrélation jouent, au point de vue de l'étude de l'hérédité, un rôle analogue à celui des coefficients de réversion dans les théories de Galton.

Appliquées à la transmission héréditaire de la taille dans le genre humain, ces notions ont fourni à Pearson (1896) des indices de corrélation que des observations nouvelles permettent d'ailleurs de contrôler et souvent même de modifier dans une assez large mesure. Ces indices varient notamment avec les populations étudiées et il y a lieu de bien décrire les groupes d'individus qui les fournissent pour ne pas en faire d'applications erronées.

Corrélation héréditaire de la taille obtenue en 1896 par des observations sur des Anglais de classe moyenne.

entre pères et fils	$r = 0.396$
— pères et filles	$r = 0.360$
— mères et fils	$r = 0.302$
— mères et filles	$r = 0.284$

L'importance des limites des groupes d'individus soumis aux observations apparaît très clairement dans les chiffres de *Corrélation héréditaire de la fécondité* suivant qu'on la mesure dans les hautes classes de la société, où toutes les origines sont largement représentées, et dans la classe rurale, qui est beaucoup plus homogène.

Corrélation héréditaire de fécondité :

I. Anglais de Haute classe (1896) $r =$	
entre pères et fils.	0.051
— mères et filles	0.042
II. Anglais ruraux (1896)	
entre pères et fils.	0.116
— mères et filles.	0.105

A un point de vue plus général encore il est possible de condenser les résultats des observations faites pendant des séries de générations et pour de multiples caractères fluctuants, en adoptant des moyennes où il est tenu compte de la valeur relative des documents.

C'est à la suite d'un travail de ce genre, dont on devine sans peine la complexité, mais dont la portée est grande pour donner une idée générale de la transmission héréditaire des caractères fluctuants, que Pearson et Lee ont été amenés à proposer, pour l'homme habitant l'Europe occidentale :

*Coefficients théoriques de Corrélation*¹:

entre :	$r =$
parents et enfants.	0.3000
— et petits-enfants.	0.1500
— et arrière-petits-enfants.	0.0750
— et arrière-arrière-petits-enfants	0.0325
— et enfants au n° degré	$0.6 \times \left(\frac{1}{2}\right)^n$
frères.	0.4000
demi-frères.	0.2000
oncles et neveux.	0.1500
cousins germains au premier degré .	0.0750
— — au second degré. .	0.0172
— — au troisième degré. .	0.0041

Ces chiffres sont naturellement très discutables dans chaque cas particulier; ils peuvent être utilisés avec fruit comme une première approximation dans l'examen des statistiques.

Il est certain que les idées de Quételet, appliquées avec un discernement et une activité remarquables par Galton et Pearson à l'analyse de l'hérédité normale des caractères fluctuants, ont fourni un instrument de travail précieux dont l'application à l'étude des peuples et des races intimement mélangés sera suivie de découvertes importantes.

Je crois devoir cependant retenir l'attention sur l'extension, fâcheuse à mon sens, des raisonnements et des formules à des caractères qui paraissent hors de leur domaine. La *continuité* est une condition essentielle de leur validité; or, on les applique souvent à l'analyse de l'hérédité de caractères *discontinus*, tels que la couleur des yeux, de

1. D'après Pearson. The Grammar of Science, Londres 1900, 2^e édit. et Pearson et Lée. Mathematical Contributions to Theory of Evolution, VIII. On the inheritance of Characters not capable of exact quantitative Measurement. *Philosoph. Trans.* London, sér. A., t. 193, pages 79-150.

la robe des Mammifères, tons qui n'offrent qu'une apparence de continuité. La multiplicité des tons, Broca en a donné plus de 30 pour la couleur des yeux de l'Homme, n'entraîne pas une répartition uniforme de ces tons et il est curieux de constater qu'un emploi, moins prolongé et de date plus récente, des règles de l'*hérédité alternante* a fourni des résultats bien meilleurs et plus probants par l'examen de séries de cas particuliers de l'hérédité familiale de ces caractères.

Je déplore aussi l'usage, fait un peu trop hâtivement, des formules algébriques à l'étude héréditaire de qualités telles que la conscience, la popularité, la vivacité d'esprit, l'intelligence dont l'évaluation est particulièrement délicate. La condition essentielle de réussite consiste dans le choix d'une unité convenable et de moyens de mesure appropriés ; or, nous sommes loin d'avoir des vues unanimes au sujet de la mesure des qualités psychiques et il y a lieu d'utiliser les résultats publiés avec la plus grande circonspection.

LIVRE II

LES HYBRIDES D'ESPÈCES

CHAPITRE III

L'hérédité mixte ou la production de nouvelles espèces élémentaires par le croisement.

Définition de l'Hérédité mixte. — Exemples de mélanges de types; populations humaines et métis; couleurs de la peau des mulâtres. — Croisement du Lièvre et du Lapin; histoire des Léporides. — Croisements d'espèces élémentaires de Cobayes; expériences de l'auteur.

Hybrides mixtes de Végétaux. — Histoire des hybrides de l'*Ægilops* et du Blé qui donnent l'espèce stable jordanienne *Ægilops Speltæformis*. — Hybrides naturels stables de Benoîte.

L'*hérédité mixte* est le mode de transmission aux enfants des caractères des parents fusionnés intimement ou associés à l'état de combinaison complexe.

Avec beaucoup de difficultés et des distinctions subtiles (p. 283) plusieurs génétistes ont prétendu tout récemment qu'il n'y a, dans tous les cas, qu'apparence de combinaison. Le mélange intime des attributs comparables chez les parents n'existerait pas; il y aurait toujours ségrégation des caractères différentiels qu'une analyse délicate doit

mettre en évidence. Donc, dès le début de cette étude, il me paraît indispensable de donner quelques exemples précis d'hérédité mixte au sens adopté dans cet ouvrage et de montrer leur multiplicité.

Existe-t-il des groupes d'individus dérivés historiquement du mélange de deux souches distinctes et se perpétuant avec assez d'homogénéité pour donner l'illusion d'une lignée pure, au moins en ce qui concerne la stabilité des caractères les plus marqués ?

La réponse ne me paraît pas douteuse ; elle est affirmative pour toutes les séries animales et végétales et l'Homme lui-même en fournit des exemples concrets et indéniables.

Aux âges très reculés, les groupes humains, rassemblés en tribus ou seulement en familles formées d'éléments consanguins ont certainement donné lieu à des ségrégations de caractères. La plupart des lignées ainsi obtenues ont d'ailleurs été éliminées dans la lutte pour l'abri, pour la place, pour la nourriture et les effets d'un climat rigoureux, au cours des périodes glaciaires, ont contribué sans doute possible à la répartition des types actuels.

Au cours des périodes historiques et surtout des quatre derniers siècles, au fur et à mesure de la multiplication de l'espèce humaine, grâce aussi à l'esprit de conquête et à la découverte de moyens de transport perfectionnés, le mélange des lignées s'est produit sur une échelle qu'il est difficile de réaliser avec les animaux sauvages et même avec les végétaux susceptibles d'acclimatation. Seules les formes domestiquées, compagnes de l'Homme, ont suivi ses pérégrinations et ont trouvé des chances analogues. Les règles qu'il faut mettre en évidence dans les mélanges de l'humanité sont donc celles qu'il est possible de trouver par l'analyse de l'ascendance des races d'animaux domestiques et de végé-

taux cultivés. Il existe d'ailleurs de nombreux points communs entre les problèmes posés pour chacun de ces groupes d'êtres et je ne désespère pas de montrer que les lois de l'hérédité établies avec une rigueur expérimentale pour les Céréales, par exemple, sont valables en beaucoup de cas pour les races d'animaux domestiques et certainement aussi pour les groupes humains.

Le langage courant, qui donne l'expression de la longue expérience séculaire, renferme un seul mot pour définir les mélanges dans chacune des catégories d'êtres envisagés et il y a des preuves indiscutables de la persistance, au cours des générations successives, de types mixtes auxquels l'usage a fait donner le nom symbolique de *métis*.

D'ordinaire, plus les peuples sont civilisés, plus ils sont mélangés et ce n'est que chez les peuples tout à fait primitifs que l'on peut noter l'homogénéité de constitution et la régularité des caractères qui distinguent les types, ou unités de l'espèce humaine. Les Australiens, les Boschimans, les Lapons et les Patagons sont des restes isolés et probablement très incomplets de ce qui a dû former autrefois la diversité des formes humaines, dont plusieurs ont disparu aux temps historiques, tels les Guanches des Iles Fortunées qui ne nous ont laissé que des momies. Les *Négritos* des Iles Adaman, en régression complète, ne persisteront pas au delà du xx^e siècle, si des mesures de protection spéciales ne sont pas prises en leur faveur.

En accordant au mot *métis*¹ son sens littéral, c'est-à-dire résultat du croisement de deux indi-

1. En Amérique centrale, par exemple le terme *métis* correspond dans le langage courant et dans les statistiques à un groupe social et non à une unité somatologique. Ce sont les descendants d'Espagnols et d'Indiens ayant adopté le genre de vie semi-européen et la religion catholique.

vidus appartenant à des groupes humains différents, on arrive à réunir sous ce mot une série d'êtres constituant des populations mixtes et stables en ce sens qu'on ne constate pas de déviation notable aux caractères du groupe, s'il n'y a pas trace de croisement récent avec une lignée très divergente. Au fait, la notion commune que l'hybride tient le milieu entre les deux parents traduit le résultat général de l'expérience réalisée avec les Hommes.

Dans tous les pays où les Européens ont fondé des colonies, on connaît les origines modernes de populations mixtes, qui d'ailleurs s'isolent fréquemment par suite de l'aversion que les populations plus pures, blanches, nègres, ou rouges manifestent pour les *métis*. Nombreux dans le centre du nouveau continent, au Mexique, au Guatemala, en Colombie, à la Plata et au Brésil, ils se maintiennent avec des caractères assez purs et stables pour que des descriptions concordantes de plusieurs siècles successifs permettent de les homologuer.

De plus, la rareté des retours spontanés a fait adopter des mots spéciaux pour traduire les retours échelonnés vers les types originels, lorsqu'un croisement connu fait dévier la forme mixte vers l'une ou l'autre souche.

Là où il n'y a mélange que de deux populations, blanche et nègre par exemple les retours, le plus souvent gradués, sont exprimés par les tonalités de la couleur de la peau correspondant à la proportion des *sangs* mêlés, proportion vérifiée expérimentalement dans un certain nombre de cas :

Les parents

blancs et noirs donnent le mulâtre	($\frac{1}{2}$ blanc + $\frac{1}{2}$ noir),
blanc et mulâtre —	le quarteron ($\frac{3}{4}$ blanc + $\frac{1}{4}$ noir),
blanc et quarteron —	le quinteron ($\frac{7}{8}$ blanc + $\frac{1}{8}$ noir),
blanc et quinteron —	le blanc bruni ($\frac{15}{16}$ blanc + $\frac{1}{16}$ noir),

échelle de décroissance continue qui traduit l'im-

possibilité de mettre des étapes dans la ségrégation des caractères.

La progression réciproque, avec retour au Nègre n'a donné lieu qu'à un nombre plus limité de termes, sans doute parce qu'il est plus difficile de mettre en évidence les distinctions des teintes qui ne sont pas pures à l'origine ; cette difficulté est générale pour tous les caractères dominants.

Les parents :

blanc et noir	donnent le mulâtre	(1/2 blanc et 1/2 noir),
noir et mulâtre	— le zambo	(1/4 blanc et 3/4 noir),
noir et zambo	— le zambo prieto	(1/8 blanc et 7/8 noir),

et au delà tout est classé dans la série noire.

Analysons d'un peu plus près les éléments constitutifs de ces teintes. Les caractères différentiels de coloration des parents sont très marqués ; la peau du Blanc (fig. 6, B) se distingue dans toutes ses parties de la peau du Noir. A partir de la surface, la zone épidermique cornée est près de un tiers moindre en épaisseur chez le Blanc que chez le Nègre (fig. 6, N) ; la couche profonde, dite couche de *Malpighi* plus ondulée, plus irrégulière est souvent plus épaissie chez le Blanc et par contre elle entraîne selon la répartition des épaisseurs des tonalités spéciales qui caractérisent le teint.

Tous les Hommes, sauf peut être chez les individus nègres albinos qui sont des êtres exceptionnels et aberrants, présentent des traces de granulations microscopiques dans la région intermédiaire de la peau, colorées en un brun uniforme et irrégulièrement dispersées autour des noyaux cellulaires. Selon l'abondance et la distribution superficielle ou profonde de ces granulations, les tons de certaines régions du corps sont plus ou moins sombres.

La répartition des Hommes à la surface du globe correspond souvent à des proportions graduées de

pigment dues en partie à la race et en partie à l'action de la lumière vive. On reconnaît à leur teint pâle les Hommes qui vivent une partie de la journée dans les mines profondes, dans les caves et dans les ateliers peu éclairés ; la perte de pigment des portions du corps recouvertes par les vêtements est manifeste chez les enfants qui reviennent hâlés et presque méconnaissables après un séjour à la mer ; la lumière vive, à grande activité chimique, provoque des coups de soleils douloureux, si l'on n'y prend garde, dont le résultat est toujours d'augmenter les granulations colorées sous-épidermiques.

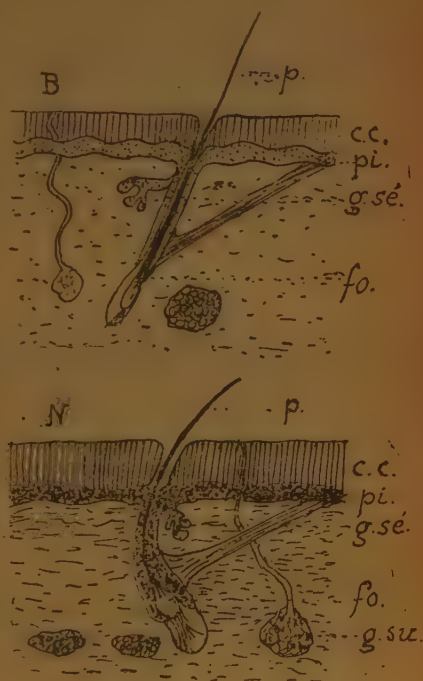


Figure 6.

Indépendamment de ces actions d'influence qui modifient les proportions de pigment distribuées localement et d'une façon passagère, il existe, avant tout, une tendance héréditaire marquée qui est précisément cet état d'hérédité mixte, qu'il importe de

mettre en évidence dans les peuples dispersés à la surface du globe.

a) Le *blanc pâle* et le *blanc rosé* des Scandinaves et des races du Nord se distinguent, en plus de la faible quantité de pigment brun de la couche dermique, par la transparence des tissus qui font intervenir dans le teint la couleur propre des vaisseaux sanguins et de leurs ramifications capillaires;

b) Ils s'opposent au *blanc basané* propre aux populations méditerranéennes dont les bruns des Arabes, des Égyptiens et des Hindous sont un terme très accentué; il n'y a entre ces termes que des différences de degré, stables pourtant.

c) Le *brun rougeâtre* ou couleur cannelle des peuplades du centre de l'Afrique, des Niam-Niam, des Peuhls, est un échelon plus élevé qui s'oppose au *brun foncé* et au *noir* des populations nègres du Soudan qui habitent les mêmes régions.

Entre les deux tons, on peut placer le *brun chocolat* des Australiens et des Mélanésiens qui vire au rouge chez les Dravidiens proprement dits et chez les Polynésiens.

Par ce groupe on se rattache au *rouge jaune*, appelé encore *olive*, des Indiens de l'Amérique du Sud dont la peau est plutôt jaune que noire, pour passer au *jaune brun* des Malais. Telle est la série continue des tons pâles, bruns et noirs.

Dans les populations dites jaunes on trouve de même toute une série de degrés depuis le *jaune brillant* au bronzé clair de l'Annamite, au *jaune terreux* de certains Chinois et au *jaune foncé* presque brun des Lapons.

Comme conséquence de cette diversité continue des teintes, le tableau des couleurs de P. Broca, donné dans les *Instructions générales pour les recherches anthropologiques* en 1879 renferme 34 nuances

et les recherches récentes n'ont pas permis d'en réduire le nombre.

La persistance sur le globe depuis des siècles des populations de couleur mélangée, distinctes par ces caractères diffus, est à mon sens la démonstration la plus nette de l'hérédité mixte. Il en existe de nombreuses autres preuves, sans parler de celles qui ont provoqué tant de discussions entre monogénistes et polygénistes au cours du xix^e siècle, relatives à l'existence des *Griquas* ou *Bastaards* de la Colonie du Cap et des *Cafusos* du Brésil cités par Pritchard. Personne ne doute de l'origine mixte des *Papous* à tête échevelée de la Nouvelle-Guinée, type assez uniforme à face allongée et à nez crochu qui présente des affinités indéniables avec les races polynésiennes et mélanésiennes bien différenciées par suite de l'isolement géographique de la plupart des tribus. De même, les *Malais*, qui se rattachent aux Indonésiens de Sumatra par plusieurs caractères, ont des affinités évidentes avec les Mongols d'une part et avec les Hindous d'autre part. Dans ces mélanges, dont la fixité est établie par des observations séculaires, on ne trouve pas de retours à des ancêtres présumés lorsqu'il n'y a pas de croisement de date récente. On pourrait en donner des exemples aussi probants avec les nombreuses lignées de *Créoles* qui ont une origine mixte dont l'histoire est bien connue.

Il est nécessaire cependant de montrer comment se forment chez les animaux domestiques et les plantes cultivées des *lignées mixtes* et *stables* pour acquérir des notions plus précises sur les règles de l'Hérédité mixte..

* *

Paul Broca a rassemblé de nombreux exemples

d'hybridité animale ¹ dans le but d'éclaircir les problèmes de l'Anthropologie. Il cite les croisements accidentels ou volontaires du Chien et du Loup, du Bouc et de la Brebis, du Bison et de la Vache, du Lièvre et de la Lapine qui ont donné naissance à des formes mixtes dont plusieurs lignées se sont maintenues assez stables pour mériter des noms spécifiques, les Chabins et les Léporides, par exemple.

Les expériences de croisement entre le Lièvre et la Lapine, qui ont donné naissance aux Léporides, sont très concluantes et leur valeur fut l'objet de discussions multiples en raison même de la persistance constatée du type mixte. Il n'est pas sans intérêt d'en rappeler les principaux traits.

A plusieurs reprises, la naissance de Léporides a fait l'objet de descriptions scientifiques. L'abbé Cagliari, en Italie, l'a observée vers 1773 ; il en a suivi la multiplication jusqu'en 1780 et les résultats ont été vérifiés la même année par un naturaliste distingué, Amoretti. Les métis se distinguaient du Lapin surtout par leur chair qui était rouge, alors que celle des Lapins sauvages et des Lapins domestiques est blanche.

En 1831, Richard Owen, dont la compétence est hors de doute, signala à la Société zoologique de Londres les résultats de la dissection faite sous sa direction d'un animal, à chair blanche cette fois, supposé issu d'une Lapine et d'un Lièvre élevé en captivité. L'intestin différait à la fois des organes de même nom des parents présumés ; le gros intestin ressemblait à celui du Lapin, l'intestin grêle à celui du Lièvre avec des caractères intermédiaires. Le pelage rappelait davantage celui du Lièvre alors que les membres postérieurs étaient ceux du Lapin.

1. *Mémoires d'Anthropologie zoologique et biologique*, t. V, 1877, pp. 411-616.

Les élevages poursuivis de 1847 à 1860 et peut-être au delà, à Angoulême, par un agronome distingué, mais étranger aux sciences biologiques, A. Roux, ont été l'occasion de discussions passionnées qui ont précisé la question. Les opinions de Roux, de Broca, de Gayot reposent sur des faits incontestés; leurs conclusions relatives à l'origine de nouvelles espèces ont seules été mises en cause.

Les premières expériences de croisement furent faites en 1847, aux Bardines, près d'Angoulême. La principale difficulté fut de maintenir la fécondité du Lièvre en captivité; car les couples de Lièvres, donnant lieu à des accouplements constatés, n'ont pas été suivi de progéniture. Il fallait donc limiter les essais à la fécondation de Lapines par les Lièvres. L'élevage des jeunes Levrauts est délicat; il faut les prendre à l'âge de vingt ou de trente jours lorsqu'ils peuvent se passer de nourrice et les placer avec des petites Lapines de même âge qui s'accoutument ainsi à leur présence. A l'époque de la puberté, il y a lieu de ne laisser que deux femelles à la fois, en les remplaçant par les autres compagnes successivement. Dans ces conditions, le croisement s'opère si l'on a soin de faire les réunions la nuit.

Les portées furent dans tous les cas inférieures à celles des Lapines fécondées par des mâles de leur espèce et donnèrent 5 à 8 petits au lieu de 8 à 12; ces réussites montrent que le Lièvre est cependant plus prolifique avec la Lapine qu'avec la Hase, femelle du Lièvre, qui donne rarement plus de quatre petits par portée. Accouplés entre eux, ces hybrides donnent des animaux féconds et semblables à eux, c'est-à-dire intermédiaires entre le Lièvre et le Lapin, et leur fécondité reste complète.

Les *Léporides* d'Angoulême, ce nom leur a été donné par P. Broca, ressemblent pourtant davantage

au Lapin qu'au Lièvre. Dans le pelage, le gris prédomine toujours avec une légère teinte de roux; leur chair est blanche comme celle du Lapin; leurs oreilles sont un peu plus longues, et les pattes postérieures sont aussi fortes que les membres correspondants du Lapin. Ils ont la tête plus grosse (fig. 7)



Figure 7.

que celle de l'un et l'autre parent, l'œil plus grand et plus ouvert, la physionomie éveillée, craintive, la queue intermédiaire.

Après des croisements avec le Lapin, ils conservent des traces de leur origine hybride première, même en ce qui concerne leur fécondité. Les Léporides quarterons ayant $3/4$ de sang de Lièvre, ne donnèrent que 2 à 5 petits par portée et les descendants ayant $5/8$ de sang de Lièvre furent très voisins du

Lièvre à tous points de vue. Les $3/8$ de sang de Lièvre au contraire étaient prolifiques, donnant des portées de 5 à 8 petits jusqu'à 6 fois par an.

Leur développement fut remarquable. Alors que le poids des Lapins dépasse rarement 3 kilos, celui des Lièvres sauvages 4 et celui des Lièvres élevés en captivité 3, les Léporides ayant $3/8$ de sang de Lièvre pesaient en moyenne 4 kilos à un an; plusieurs ont dépassé 7 kilos et l'un d'eux, atteignant 8 kilos, avait 70 centimètres de long. Sa peau, conservée par M. de Rochebrune, était magnifique et intermédiaire comme couleur entre celles du Lapin et du Lièvre, avec un feutrage de poils analogue à celui de la peau de Lièvre. On n'a pas signalé de particularité d'organisation interne; il faut admettre qu'il y en avait de notables au point de vue du tube digestif, les crottins des Léporides étant beaucoup plus gros que ceux des Lièvres et des Lapins.

La chair des Léporides d'Angoulême ressemblait par la couleur à celle du Lapin sauvage, c'est-à-dire qu'elle était légèrement plus foncée que celle du Lapin domestique, alors que celle du Lièvre est rouge; or, la chair des Lièvres domestiqués est rouge comme celle des animaux sauvages; la couleur de la chair de la mère dominait donc en quelque sorte. Mais le goût était très différent et ne rappelait en rien celui de la chair de l'un ou de l'autre parent. Gayot, qui donne ces renseignements, la trouve analogue à celle de l'aile de Dinde.

Les résultats des croisements de A. Roux ont été en effet, confirmés par des essais fructueux de E. Gayot qui les a décrits avec détails, dans un ouvrage illustré d'un grand nombre de figures¹.

Ce dernier agronome a réalisé ses expériences à

1. Les Petits Quadrupèdes de la Maison et des Champs, 2 vol. in-8°, Paris, 1871.

Brétigny-sur-Orge (Seine-et-Oise), avec les soins que nécessitait la vive discussion élevée entre Sanson et P. Broca au sujet de la valeur scientifique des résultats de ce croisement. Il put confirmer le point le plus important au point de vue de l'hérédité mixte, à savoir la persistance complète du type intermédiaire jusqu'à la dixième génération. L'expérience réalisée en 1868 avait été suivie avec méthode et l'auteur avait assisté à l'accouplement d'un Lièvre, élevé en captivité, avec deux Lapines; les produits du premier croisement furent suivis séparément. En 1872, la dixième génération reproduisait tous les caractères de l'hybride premier et la fécondité n'était pas altérée.

J'ai pu réaliser avec des Cobayes des expériences donnant des résultats en tous points identiques à ceux qu'a si bien exposés P. Broca. Il existe actuellement dans les écuries d'élevage de l'Institut Pasteur, à Garches (Seine-et-Oise), une lignée féconde de l'hybride *Cavia Pastoris*, dérivé du croisement *Cavia Cobaya* et *Cavia Aperea*.

Au printemps 1909 M. Lignières, de Buenos-Aires, obtint du Jardin botanique de cette ville un couple et un mâle de Cobayes prétendus sauvages et pris récemment dans les environs de la ville. La femelle mourut durant le voyage; les deux mâles furent conservés pendant plus de deux ans à Garches. Ils correspondaient assez exactement à la description du *Cavia Cutleri* du Pérou et se distinguaient du Cobaye domestique (*Cavia Cobaya*), entre autres caractères, par un pelage uniforme roux à reflets brillants (agouti doré), par un crâne allongé assez rétréci au sommet, à oreilles presque nulles et à museau grêle, et par une timidité marquée permettant encore de caractériser ces animaux plusieurs années après leur arrivée à Garches. Leurs affinités

avec des animaux sauvages n'étaient pas douteuse, mais ils provenaient d'animaux déjà en partie domestiqués. En effet, les croisements donnèrent des animaux intermédiaires, mais avec des teintes diverses, offrant la ségrégation de noir et de blanc, ce qui prouve qu'ils n'étaient pas absolument purs¹.

Durant l'été de 1910, M. le Dr Even fit un envoi de deux couples de Cobayes sauvages capturés avec de grandes difficultés dans un champ de Maïs de sa propriété au sud de Buenos-Aires. Les animaux différaient notablement du *Cavia Cutleri*, et certainement plus que le Lièvre ne se distingue du Lapin domestique. Le pelage gris-cendré uniforme, le crâne allongé et rétréci à la base d'oreilles presque nulles et la gracilité générale des formes les rapprochaient davantage du Surmulot (*Mus decumans*) que des Cobayes domestiques; leur timidité et leur agilité remarquables les faisaient blottir au fond des cages dès l'entrée d'un visiteur dans l'écurie où ils étaient élevés, dans des cages spéciales au milieu des milliers de Cobayes domestiques indifférents aux visites. Il fut nécessaire de les enfermer dans des boîtes en grillage complètement closes, car ils grimpaient facilement aux murs et faisaient des bonds de cinquante centimètres de hauteur. Cette particularité, transmise aux enfants, eut de graves inconvénients dans la suite, pour la multiplication intensive de ces hybrides.

Les animaux furent d'abord isolés deux par deux; un avortement avec quatre fœtus, puis deux avortements avec deux fœtus en septembre et en novembre 1910 firent espérer une reproduction facile après une période convenable d'acclimatation. Il n'en fut

1. L. Blaringhem et A. Prévot. Hybrides de Cobayes sauvages et de Cobayes domestiques. *Comp. Rend. Acad. des Sciences*, Paris, 1912, t. CLV, p. 1259.

rien, les couples purs ne produisirent aucun petit vivant. Comme pour le Lièvre, la femelle ne paraît pas supporter la parturition en captivité.

On répartit alors les mâles dans des cages garnies de deux, et, en quelques cas de trois femelles de Cobayes domestiques prélevées sur des lignées très fécondes, suivies génétiquement depuis plusieurs années et dont l'ascendance et la progéniture étaient bien connues. Les essais furent conduits successivement avec des femelles de tons uniformes roux, puis gris, puis blancs, puis noirs. Pendant près de deux ans, jusqu'en août 1912, ces essais n'ont donné aucun résultat, ni même l'espérance d'un croisement accidentel.

La forte sécheresse de l'été 1911 ne permit pas de donner à ces animaux une alimentation fraîche et abondante. Les deux femelles et le mâle le plus âgé périrent sans donner de progéniture. Le mâle le plus jeune, unique survivant, a enfin produit une suite de fécondations fertiles avec trois femelles blanches.

Femelle.	Naissance.	Petits.
1	4-5 août 1912,	2
1	3 novembre 1912,	3 dont 1 mort à la naissance.
2	10 août 1912,	1
3	15-16 septembre 1912,	3 dont 1 mort à la naissance.

Le mâle adulte *Cavia Aperea* n'eut pas d'autre progéniture. Au cours de l'hiver de 1912, il s'épaissit ; ses tissus dermiques furent le siège d'un abondant dépôt adipeux ; l'agilité et même la timidité disparurent. Avec la vieillesse, les différences de port avec les Cobayes domestiques s'atténuaient, bien que par le pelage et par la forme du crâne, il ne fut jamais possible de les confondre (fig. 8, *Co* et *Ap*).

Tous les petits obtenus ont offert le même pelage uniforme, brillant, de ton roux (agouti doré) qui

rappelait singulièrement celui du *Cavia Cutleri* du Jardin botanique de Buenos-Ayres ; mais à la teinte près et aux proportions générales du corps beaucoup plus fortes, les hybrides de première génération étaient beaucoup plus voisins du père *Aperea* que des Cobayes domestiques mères. En particulier,



Figure 8.

pour la timidité et l'agilité, les petits ne différaient en rien de leur ancêtre sauvage ; la forme du crâne surtout est caractéristique (fig. 8, *Pa*) et reste très voisine de celle du père sauvage (fig. 8, *Ap*).

Depuis 1912, ces lignées de Cobayes hybrides ont été élevées avec soin ; leur fécondité, faible dans les premières portées (2 et 3 petits), s'accrut avec l'âge et, en 1914, malgré des épidémies et une série d'accidents inévitables dans les élevages, je possédais une vingtaine d'animaux, dont plusieurs de troisième génération, qui ne différaient en rien de l'hybride

premier. La forme hybride s'est maintenue stable malgré les difficultés de leur isolement.

Le *Cavia Cobaya* \times *Cavia Aperea* (fig. 8, *Pa*) auquel je donne, pour rappeler le lieu de sa naissance, le nom de *Cavia Pastoris* se comporte comme une lignée bien définie et parfaitement fixée¹.

* * *

Les races humaines auxquelles il a été fait allusion plus haut, les Lièvres, Lapins et Léporides, les Cobayes et Aperea dont il vient d'être question constituent des groupes uniformes et stables d'individus comparables aux *petites espèces* de Jordan. Ils montrent, au cours de leur développement côte à côte, des différences d'aspect, de croissance, de port, de maturité sexuelle et de fécondité dont les divergences sont avec peine traduites par des mots, car elles varient avec l'âge ; mais le contraste est frappant et on ne peut douter de leur persistance, après les recherches dont les formes végétales correspondantes ont été l'objet.

Les Pensées sauvages et leurs croisements cultivés, qui ont été étudiées par Jordan, à Lyon, puis par Wittrock, en Suède, sont un cas remarquable qui mériterait d'être exposé avec quelques détails, car il fournit lui aussi des preuves de la permanence des formes élémentaires et *hybrides mixtes* dans la succession des semis² ; mais dans un exposé succinct, il me paraît nécessaire de limiter les exemples. A cause de leur fixité, Jordan, qui a consacré trente années de sa vie laborieuse à prouver l'existence

1. En 1918, soit après 12 générations au moins, on n'a constaté aucun changement.

2. Au sujet des Espèces élémentaires végétales, voir H. de Vries, *Espèces et Variétés*, traduction Blaringhem, p. 20-68 et *Transformation brusque des êtres vivants*, p. 87-93.

des espèces affines, n'a pas admis leur origine hybride. Persuadé de la permanence des espèces, il a cherché à établir que la fixité des lignées différentes, démontrée par des cultures répétées et suivies avec méthode, était une preuve de leur création dès l'origine des temps; cette conception mise à part, on ne peut refuser une grande valeur à sa définition : « L'invariabilité des formes à travers un nombre indéterminé de générations, tel est le critérium expérimental de l'espèce. Rejeter ce critérium de la permanence héréditaire, c'est réduire la science biologique à des hypothèses abstraites, à la fantaisie des interprétations individuelles. »

En étudiant les mémoires de Jordan, j'ai trouvé, parmi les espèces jordaniennes typiques, une forme dont l'origine hybride est indiscutable et cette forme est un hybride mixte. En exposer l'origine alors que sa permanence a été vérifiée par Jordan lui-même, c'est fournir, je crois, la démonstration la plus claire qu'il existe des cas indubitables d'hérédité mixte et permanente et mettre en relief l'importance des croisements interspécifiques, comme origine de nouvelles espèces.



Figure 9.

La plante dont il s'agit, l'*Aegilops Speltæformis* de Jordan, est une Graminée de petite taille, trouvée assez rarement dans les cultures et sur les bords des champs du midi de la France (fig. 9). Divers auteurs, Fabre, Godron et d'autres botanistes contemporains de Jordan, ont établi la parenté immédiate et même la filiation directe de certaines variétés de Blés cultivés avec cette petite herbe rare

et insignifiante au premier aspect. Pour Jordan¹ c'est une bonne espèce sans doute importée d'Orient comme tant d'autres rencontrées à Montpellier, à Marseille, à Fréjus; elle n'offre d'après lui que des rapports très éloignés avec le Blé.



Figure 10.

Avec sa précision habituelle, Jordan donne à cette plante une diagnose irréprochable par la concision et la netteté des termes. C'est une plante annuelle, qui fleurit en juin, donne des chaumes de 6 à 10 décimètres terminés par des épis serrés, à quatre angles comprimés et rigides qui se détachent en entier du chaume à maturité. Les 10 à 12 épillets qui composent l'épi sont régulièrement imbriqués à droite et à gauche de l'axe; ils sont relativement peu renflés et renferment quatre ou cinq fleurs dont les trois inférieures seules sont fertiles. Les glumes offrent tous les caractères du genre *Ægilops*; ce sont des pièces larges, formant des valves épaisses, tronquées aux deux tiers de la hauteur et terminées par trois pointes correspondant à trois nervures faisant saillie sur le dos de la glume arrondie; les deux pointes latérales sont courtes et pointues (fig. 10, *Sp.*), la pointe médiane assez longue est comparable à une barbe de Blé. Les glumelles extérieures, moins épaisses, sont elles aussi ornées de trois pointes, la médiane

1. A. Jordan. Mémoire sur l'*Ægilops triticoïdes* et sur les questions d'hybridité qui s'y rattachent, 1856. — Nouveau mémoire sur la question relative aux *Ægilops triticoïdes* et *Speltæformis*. Ann. Soc. Lin., Lyon, 1857.

prolongée de même en une barbe forte, longue de près d'un décimètre. Les grains restent enve-
loppés dans les glumelles à maturité comme chez
les Epeautres; leur sillon ventral, très profon-
dément marqué (fig. 11,
Sp.), ne permet pas de
les confondre avec les
grains du Blé dont ils
diffèrent aussi par un
sillon dorsal bien mar-
qué quoique peu pro-
fond. Les feuilles larges,
vertes, articulées, avec
ligules très courtes les
distinguent des Blés au
cours de la période
végétative et les rap-
prochent manifestement
des *Ægilops* sauvages.

Jordan s'est opposé à
l'opinion de ses contem-
porains qui voyaient
dans cette plante une

forme de passage entre l'*Ægilope* sauvage la plus
commune dans le Midi de la France, connue des bota-
nistes sous le nom d'*Ægilops ovata* (fig. 11, *ov*), et le
Blé Touzelle (fig. 11, *bl*) cultivé en Provence. Pour
Fabre et Godron, en effet, les transitions sont :

Blé Touzelle,
Ægilops triticoïdes,
Ægilops Speltæformis.

La forme *Ægilops triticoïdes*, très peu fertile,
est bien, de l'aveu de tous, un hybride; elle ne
diffère d'après les botanistes descripteurs de l'*Ægi-
lops Speltæformis* que par une arête et une dent
en plus sur les glumes et glumelles (fig. 10, *tr.*)
et l'on n'ignore pas que des variations de cette

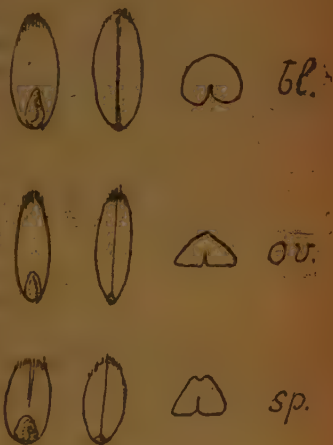


Figure 11.

nature sont fréquentes chez les Blés hybrides.

Or, Jordan, familiarisé par ses études et ses cultures avec l'analyse des caractères différenciels, en signale d'importants, selon lui, entre l'*Ægilops triticoïdes* et de l'*Ægilops Speltæformis*. Les différences qui le frappent tout d'abord sont que le nombre des épillets est ordinairement de 5 à 7 dans le premier, de 9 à 13 dans le second ; que les épillets sont différemment condensés puisque l'intervalle d'une articulation à l'autre, compté sur l'axe de l'épi, est égal à la moitié de la longueur de l'épillet dans le *Speltæformis*, tandis qu'il atteint souvent les trois quarts de l'épillet et quelquefois davantage dans les *triticoïdes* ; de plus, quand on regarde de profil les épis *Speltæformis*, on est frappé par la position ouverte des glumes, par leur écartement de l'axe qui leur donne un aspect barbu. En quatrième lieu, les épillets de cette espèce présentent vus de côté une forme positivement convexe, leurs glumes offrant un dos prononcé, alors que les épillets du *triticoïdes* sont presque aplatis. Comme cinquième différence, Jordan signale la forme rétrécie de la partie supérieure des glumes de l'*Ægilops Speltæformis* avec large base, alors que chez le *triticoïdes*, le rétrécissement est plus marqué à la base, ce qui rapproche cette dernière forme de l'*Ægilops ovata*.

« Ce sont ces cinq différences principales et très notables, ajoute Jordan, indépendamment de la taille plus robuste, des feuilles plus larges et des arêtes plus épaisses, qui donnent à l'*Ægilops Speltæformis* cette apparence de Blé, qui a trompé M. Godron ; ce sont elles sans doute, quoiqu'il ne s'en rende peut-être pas bien compte, qui l'obligent de convenir aujourd'hui, sans engager l'avenir et sous la réserve du passé, que cette plante est actuellement distincte... Jointes aux autres caractères distinctifs, elles suffiront pour lever tous ses

doutes et l'assurer de la non identité spécifique de ces deux *Ægilops*, pour le convaincre, en un mot, que l'*Ægilops Speltæformis*, tout en n'étant pas du Blé, du *Triticum vulgare*, n'en est pas moins complètement et spécifiquement distinct de l'*Ægilops triticoïdes*. »

Il y a lieu maintenant de faire connaître les arguments et les expériences des contradicteurs de Jordan ; ils ont assisté à la naissance dans la nature et ils ont pu reproduire dans les cultures expérimentales cette bonne espèce, au sens jordanien du mot, qui est nommée *Ægilops Speltæformis* par Jordan.

Requien découvrit, en 1821, aux environs d'Avignon, en 1824 à Nîmes, une nouvelle forme d'*Ægilops* qu'il nomma *triticoïdes*, pour exprimer certaines ressemblances avec le Blé cultivé. Bertoloni la cite, en 1833, dans sa Flore d'Italie et cette plante serait actuellement classée dans les herbiers et citée dans les ouvrages descriptifs comme une bonne espèce locale, si des observations inattendues n'avaient remis en question l'existence même de la forme.

En 1838, un horticulteur d'Agde, près de Béziers, Esprit Fabre, complètement étranger aux questions de botanique systématique, fit remarquer qu'en déterrant avec soin la souche souterraine de ces *Ægilops triticoïdes*, il mettait régulièrement en évidence les restes non décomposés encore d'épis d'une espèce très commune et différente de l'*Ægilops triticoïdes*, connue des botanistes sous le nom d'*Ægilops ovata* (fig. 11, *ov*).

Cette plante très petite, herbacée, velue, annuelle, est caractérisée par des glumes très larges, ventrues, couvertes de nombreuses nervures saillantes, terminées par quatre arêtes divergentes res-

semblant à autant d'épines. Les épis, de 2 centimètres de long, croissent comme ceux des Blés ; mais à maturité, ils se détachent en bloc des sommets des chaumes, tombent sur le sol où les pluies de l'automne, les labours, aidés par la disposition en hameçon des épines, les recouvrent suffisamment de terre pour provoquer la germination des graines qui se développent à l'intérieur des balles. C'est pourquoi, dans les sols bien drainés et chauds de l'Hérault, on récolte souvent des plantes d'*Ægilops ovata* presque mûres avec, dans leurs racines, l'épi maternel parfaitement conservé et très reconnaissable.

Dunal, professeur de Botanique à l'Université de Montpellier, avisé du fait observé par Fabre, le signala à Godron, professeur à l'Université de Nancy, qui en fit une étude très détaillée, commencée en 1852 et poursuivie jusqu'en 1876.

L'expérience la plus probante fut réalisée en 1870. Dans un jardin enclos de Nancy, Godron cultiva, côte à côte, des plantes d'*Ægilops ovata* et du Blé récolté à Agde. En 1871, les épis d'*Ægilops ovata* lui donnèrent plusieurs pieds d'*Ægilops triticoïdes* dont les épis presque complètement stériles renfermaient en tout trois bonnes graines. Semées à part en 1872, elles donnèrent trois pieds très ramifiés et touffus d'*Ægilops Speltæformis*, assez différents, au cours de cette année même, des plantes obtenues par Fabre, en ce sens qu'ils avaient une taille moindre et des épis plus grêles, quelques-uns à demi fertiles, les autres moins et quelques-uns même stériles. Mais les plantes élevées dans les générations suivantes furent plus robustes ; en 1873, la fertilité avait notablement augmenté ; en 1874, elle était complète.

Il faut noter que la naissance de la lignée d'*Ægilops Speltæformis*, sous les yeux mêmes de Godron,

n'a pas été interprétée par lui avec plus de clarté que par Jordan. Godron était un adversaire déclaré du transformisme et il n'a pas voulu accorder les caractères d'une véritable espèce à la forme stable qu'il vit naître. Avec une ingénuité remarquable, il affirma que cet hybride « manquait de l'attribut des plus essentiels d'un type spécifique, celui de se propager sans le secours de l'homme » ; l'hybride, en effet, périt nécessairement dès la première génération s'il est abandonné à lui-même. Mais n'est-ce pas le cas pour tous les Blés cultivés et même pour le Seigle, beaucoup plus apte à croître spontanément hors des cultures ? Y a-t-il donc des formes vivantes qui ne peuvent être rattachées à des espèces lorsqu'il faut réunir certaines circonstances pour favoriser leur développement et leur expansion ? Les difficultés de culture des plantes sauvages sont telles qu'il faudrait, en suivant cette règle, renoncer aux expériences sur l'hérédité.

En fait, avec le secours de l'homme, l'hybride se propage ; des naturalistes et des agronomes ont suivi, de 1844 à 1877, trente-trois générations ininterrompues de l'*Ægilops Speltæformis*, dont vingt-deux ont été surveillées par Durieu de Maisonneuve, d'abord à Paris, puis à Bordeaux, et enfin à Nancy, par Godron lui-même. Il s'agit donc d'un type bien fixé.

Que résulte-t-il de l'opposition des points de vue de savants aussi qualifiés que le sont Jordan et Godron ? Tous deux ont observé avec soin et publié des comptes rendus dont la valeur est incontestable. Le désaccord repose sur l'interprétation de Jordan, faussée par l'opinion préconçue que les hybrides ne peuvent donner naissance à des formes stables intermédiaires entre les parents et indéfiniment fécondes ; la discussion a provoqué des expériences dont il s'agit de tirer des conclusions.

Godron n'a pas fait remarquer, mais il résulte des faits exposés et des observations que j'ai pu faire depuis sur ces mêmes plantes, que l'*Ægilops triticoïdes*, forme hybride premier presque stérile, est une modification à peine notable de la forme plus commune et plus complète au point de vue sexuel appelée *Ægilops Speltæformis*. La plupart des caractères différentiels, mis en relief avec tant de perspicacité par Jordan et valables si l'on nie toute parenté entre ces formes, sont l'expression de caractères identiques au fond, mais différents quant au degré et à la netteté, par suite de la presque complète stérilité de l'*Ægilops triticoïdes* et de la fécondité relativement élevée de l'*A. Speltæformis*.

Cette explication m'a été suggérée par la lecture des Mémoires de Jordan et par l'enchaînement des caractères qu'il a mis en relief. Je les reprends dans l'ordre adopté par lui (p. 104) et j'en discute la valeur à l'aide de la remarque que je viens de faire.

Le nombre des épillets des *Speltæformis* est plus élevé que celui des *triticoïdes*, preuve d'un déséquilibre entre le développement végétatif chez l'hybride premier et la productivité des fleurs et des graines. L'excitation fonctionnelle qui est manifestée par la fécondation croisée dans les lignées végétales se traduit presque toujours par une vigueur végétative plus grande et, dans bien des cas, par la pérennité des individus, ou encore par la chute des premières fleurs. Nous en verrons d'autres exemples frappants au cours de cet ouvrage et surtout à propos de l'hérédité en mosaïque où le contraste entre les développements des tissus hybrides et des tissus épurés rend la règle évidente.

Le rapprochement des épillets du *Speltæformis* fertile est une autre conséquence du même état de fécondité limitée. Imaginons par la pensée l'épi de

Speltæformis castré de très bonne heure et privé de ses étamines ou de ses ovaires par une opération délicate qui n'altérerait en rien le rachis et les glumes ; les points d'attraction des sucS élaborés destinés à faire nouer les ovaires pour les transformer en grains étant détruits, les réserves restent accumulées dans les nœuds et à la base des feuilles supérieures. Les articulations du rachis en font précisément partie ; ces portions de chaume continuent donc à croître par une sorte de balancement organique, général chez les êtres vivants. Chez les Graminées, le développement des bourgeons adventifs est rare ; l'afflux de sève élaborée détourné de son utilisation ordinaire provoque l'élongation des entrenœuds qui sont précisément les portions de l'axe de l'épi dont Jordan fait un critérium d'espèce ; cet allongement n'est pourtant ici qu'un corollaire de la stérilité presque complète de l'hybride premier.

Le développement frappant des nervures en barbes est un phénomène du même ordre et bon nombre de lignées stables de Blés sans barbes ou à barbes courtes donnent sur le bord des champs des chaumes tardifs dont les épis avortés portent des barbes allongées, ou des glumes et des glumelles pourvues de longues arêtes. Il est vrai qu'on a observé des *Ægilops triticoïdes*, et dans son Mémoire Jordan en a dessiné un exemple, dépourvus de barbes ; on n'a pas suivi la descendance de ces *Ægilops triticoïdes* sans barbes et les observations décrites ne retiennent pas l'attention sur cette multiplicité des types dans leurs rapports avec la descendance ; on peut admettre qu'il y a des *Ægilops Speltæformis* à barbes courtes, comme il y a des *Ægilops triticoïdes* à barbes courtes. L'expérience que j'ai tenté de réaliser à plusieurs reprises n'a pas encore réussi, mais j'espère bien pouvoir l'exécuter un jour

et confirmer cette possibilité qui paraît évidente *a priori*.

Restent les caractères des grains, ceux-ci fort importants, car chez les Blés, comme chez les Orges, le grain porte sur lui et sur ses annexes l'empreinte de la plupart des caractères spécifiques vrais; il est toutefois plus difficile de mettre en relief les analogies, surtout parce que les mots manquent et que l'usage n'est pas encore admis de donner des diagnoses microscopiques des organes.

Or, il résulte des dessins mêmes fournis par Jordan que le grain de l'*Ægilops Speltæformis* est plus arrondi, plus gros, plus rempli d'amidon que le grain de l'*A. triticoïdes*. C'est la même forme évasée, la même large fente ventrale, la même section triangulaire; mais l'embryon un peu plus petit du dernier type nommé traduit la faible fécondité de l'hybride premier. Or, M. Guignard a montré par la double fécondation des Phanérogames, que l'albumen qui bourre l'ovaire des Graminées est lui-même un hybride qui porte les caractères mixtes de l'individu qu'il est chargé de nourrir; il doit avoir des difficultés de croissance analogues à celles de l'embryon vrai. Ces faits admis, on ne trouve plus de différence fondamentale entre les deux formes distinguées par Jordan avec tant de minutieuse perspicacité.

En résumé, l'*Ægilops triticoïdes* hybride premier résultant du croisement

Ægilops ovata \times *Triticum vulgare*

est une forme mixte, présentant à un haut degré les stigmates de l'avortement qui affectent les organes sexuels des hybrides entre espèces très divergentes.

A cette stérilité relative correspondent des carac-

tières particuliers de vigueur végétative et de croissance du rachis, des barbes et des grains ; ils donnent un facies spécial à l'hybride de première génération qui, pour cela, fut décrit sous le nom d'*Egilops triticoides*.

Les graines de cet hybride donnent naissance à une descendance homogène, uniforme, offrant les mêmes caractères de détail, mais moins vigoureuse et à fertilité plus élevée, presque égale à celle des lignées parentes. En raison de leur fertilité et de plusieurs caractères de port, d'épis et de grains, Jordan les a désignées sous le nom d'*Egilops Speltæformis* ; il en existe des formes barbues et des formes sans barbes comme dans le cas du Blé.

Ces hybrides mixtes entre le Blé et l'*Egilops* sont si stables que des botanistes éminents, dont Jordan, en ont fait une espèce élémentaire vraie, opinion qui ne serait pas même discutée si l'on ignorait son origine. Le nombre des formes hybrides stables doit être considérable dans la nature ; mais l'origine de la plupart d'entre elles est ignorée.

*
* *

Il serait d'ailleurs incorrect de croire que les phénomènes d'hérédité mixte sont spéciaux à l'Homme, aux animaux domestiques et aux plantes cultivées. Les observations sur des lignées d'animaux sauvages hybrides sont presque impossibles ; restent celles fournies par les Végétaux qui sont mieux connues.

Comme dernier exemple d'espèces élémentaires nées à la suite de croisements, je citerai la Benoîte intermédiaire, *Geum intermedium* Ehrh., dont l'existence à l'état d'hybride spontané et naturel n'est niée par aucun botaniste. Cet hybride a été, d'ail-

leurs, réalisé expérimentalement par divers hybridologues, dont Gaertner, par le croisement

Geum urbanum, L. \times *G. rivale*, L.

La perpétuation par le semis est établie par la persistance dans les collections botaniques et la propagation à l'aide de graines depuis plus de soixante années. J'en cultive une centaine de plantes provenant de graines récoltées en 1908 et je n'ai constaté aucune déviation, ni aucun retour aux parents. Cet hybride se comporte comme une bonne espèce bien fixée et on ne peut lui refuser la qualité d'espèce élémentaire, pour les seules raisons qu'on en connaît l'origine et qu'on sait la faire naître par des croisements appropriés.

Les Benoïtes sont des plantes voisines des Potentielles et des Fraisiers, avec des tiges élevées de 30 à 50 centimètres, croissant dans les prairies humides et dans les sous-bois, au bord des routes et des sentiers. L'espèce la plus commune en Europe, abondante dans les environs de Paris, a de petites fleurs jaunes pendant tout l'été, auxquelles succèdent des capitules d'akènes, ou graines sèches, terminées par des crochets qui en assurent la propagation.

Gaertner (1849) s'est efforcé de croiser entre elles la plupart des espèces de Benoïtes des jardins botaniques. Il n'a pu obtenir aucun résultat en recouvrant l'ovaire des fleurs castrées de *Geum rivale* avec le pollen du *G. urbanum* ; mais l'opération inverse réussit sans difficulté et donne des formes intermédiaires, fertiles et stables. Les retours aux parents présumés s'obtiennent d'ailleurs assez facilement par une pollinisation répétée avec le pollen de l'espèce dont on veut se rapprocher ; en quatre générations, Gaertner a pu obtenir des plantes très voisines du *Geum rivale* en prenant constamment le pollen de cette dernière espèce pour féconder les ovaires du *Geum*

urbanum et des hybrides successifs dérivés. C'est un exemple tout à fait probant de la substitution d'une espèce à l'autre par le croisement répété, avec épuration dans le même sens vers l'un des progéniteurs.

Godron a étudié de près cet hybride (1865) et en a décrit les caractères intermédiaires. La floraison commence un peu plus tôt que chez les deux espèces souches; la croissance est plus forte, mais la plupart des fleurs sont fertiles. Le pollen, critérium prétendu de l'hybridité, est bien formé.

Or, cette forme hybride se forme spontanément dans les collections botaniques, où Crépin l'a découverte, et un peu partout, en Europe centrale, en Transcaucasie et ailleurs. De nombreux auteurs l'ont décrite, Schiede, Ledebour, Koernicke, Schmalhausen, Scheutz, etc. Aux variations de détails près, ces savants sont d'accord : l'hybride est intermédiaire entre les parents et sa fécondité est comparable à celle d'une bonne espèce.

Des exemples analogues, moins bien connus, sont nombreux dans le groupe des Benoites. L'hybride *G. urbanum* \times *G. coccineum* est un type intermédiaire à belles fleurs jaunes; *G. coccineum* \times *G. Virginianum*, à fleurs oranges; *G. album* \times *G. urbanum*, à fleurs jaunes pâles; ils sont cultivés tantôt pour leurs fleurs, tantôt par curiosité dans les Jardins botaniques; leur stabilité a été vérifiée à maintes reprises. Il n'est pas impossible d'ailleurs que certains d'entre eux soient apogames, c'est-à-dire que leurs prétendues graines ne soient que le développement parthénogénétique de bourgeons ovariens, comme on l'a démontré pour des plantes voisines, les Alchimilles hybrides; mais ce fait n'est pas prouvé jusqu'ici. Le serait-il, qu'il ne détruirait pas la valeur des nombreux exemples d'hérédité mixte qui ont été observés, tant dans les cultures qu'à l'état de nature.

CHAPITRE IV

L'hérédité en mosaïque ou hérédité Naudinienne.

Définition de la mosaïque des espèces d'après Naudin. — Expériences et observations sur les Daturas et les Linaires hybrides; loi du retour aux essences spécifiques. — Mosaïque des couleurs des Raisins sur la Vigne à grappes panachées. — Variations de bourgeons des hybrides de Lilas.

Mosaïque des hybrides d'Orges et relations entre la divergence des espèces croisées et la fréquence de la mosaïque. — Caractères spécifiques des Orges cultivées. — Résultats des croisements. — Avortement des épillets chez les Orges hybrides. — Mosaïque offerte par un métis de Nègre et de Blanc.

L'hérédité en mosaïque est le mode particulier de transmission héréditaire qui se traduit par la *juxtaposition* sur l'enfant des caractères se correspondant chez les parents. Je l'ai nommée aussi *hérédité Naudinienne* pour rendre hommage au savant français Charles Naudin (1815-1894)¹ qui en a découvert les lois dès 1861. Il les a exposées dans des termes tels que l'honneur d'avoir constaté la ségrégation des caractères dans les cellules sexuelles des hybrides revient en toute justice au botaniste qui a trouvé les règles de la Mosaïque et les a publiées dans un journal périodique universellement répandu, dès 1859, c'est-à-dire cinq années avant Mendel.

1. Voir L. Blaringhem. Sur l'hérédité en mosaïque. Mémoires publiés par la IV^e Conférence internationale de Génétique, Paris 1911, 31 pages.

« Les caractères des deux espèces productrices de l'hybride, dit Naudin¹, ne se répartissent pas toujours d'une manière uniforme sur toutes les parties de ce dernier; dans certains cas, tantôt les caractères d'une espèce, tantôt ceux de l'autre espèce apparaissent par plage et côte à côte, purs de tout mélange, comme si les deux essences spécifiques réunies expérimentalement sur le même individu faisaient effort pour se séparer. »

Le principe même des découvertes de Naudin est exposé avec clarté dans une note présentée à l'Académie des Sciences de Paris le 31 octobre 1859,

1. Charles Naudin est né le 14 août 1815 à Autun (Saône-et-Loire) qu'il quitta à l'âge de dix ans pour faire ses études au collège de Bailleul, en Picardie, puis au collège de Limoux (Aude) où il fut maître d'études. De 1833 à 1836, il eut cette situation précaire successivement à Montpellier, à Autun, à Dijon, où il réussit à passer en 1836 son baccalauréat ès lettres et en 1837, son baccalauréat es sciences. Il prit à Montpellier une première inscription de Médecine, puis vint à Paris comme secrétaire, s'efforçant d'approcher les botanistes les plus célèbres.

En 1839, Naudin entra au Muséum d'histoire naturelle, comme simple jardinier, travailla la nuit pour préparer la licence ès sciences naturelles obtenue en 1841, puis le doctorat ès sciences en 1842. Auguste Saint-Hilaire le prit alors comme aide et quelques années plus tard Decaisne l'attacha à l'Herbier du Muséum, où il fut nommé aide-naturaliste en 1854. Il y commença aussitôt ses *Recherches sur l'Hybridité*.

En 1859 ses travaux étaient déjà célèbres. Une collaboration active à la *Revue horticole*, au *Journal d'Agriculture pratique*, à la publication annuelle du *Bon Jardinier*, de la *Flore des Serres*, de l'*Encyclopédie d'Agriculture* contribuèrent avec des *Notes à l'Académie des Sciences* à établir sa réputation. Il énonça avant Darwin d'une façon claire la grande loi de l'évolution des espèces, avec des réserves qui sont justifiées par les recherches modernes. Élu membre de l'Académie des Sciences en 1863, il ne put jouir du succès de ses théories. Une névralgie de la face l'obligea à vivre dans le Midi, à Collioure, puis à Antibes, où il fit des travaux remarquables sur l'*Acclimatation des végétaux*.

intitulée *Observation d'un cas d'hybridité disjointe entre deux espèces de Datura*.

Le phénomène qui attira l'attention du naturaliste français s'est présenté sur quelques hybrides du *Datura levis* fécondé par le *Datura Stramonium*, deux espèces parfaitement distinctes quoique assez analogues, différenciées par leurs fruits, *très lisses* plus petits et un peu blanchâtres dans la première, *armés de forts piquants*, plus gros et d'un vert foncé dans la seconde.

Quatre ovaires des fleurs de *D. levis*, castrées dans le bouton et couvertes de pollen de *D. Stramonium*, donnèrent quatre fruits bien développés remplis de bonnes graines; presque toutes levèrent, mais quarante plantules seulement furent repiquées.

Au lieu de fleurir comme le font les parents, les hybrides perdirent leurs boutons dans les sept ou huit premières bifurcations et leur taille s'accrut de telle sorte qu'elle était d'un tiers plus haute que celle du *D. Stramonium* et double environ de celle du *levis*. Ils furent aussi plus tardifs. « Ce qui n'est pas moins remarquable, dit Naudin, c'est que toutes ont exactement l'aspect et le port du *D. Stramonium* de race pure, absolument comme si elles descendaient uniquement de ce dernier. »

A partir des huitième et neuvième dichotomies, les fleurs persistèrent, s'ouvrirent sur la fin du mois d'août et les capsules étaient encore loin de leur maturité le 30 octobre, alors que les espèces parentes étaient desséchées depuis deux mois.

Les capsules ne présentaient aucune différence appréciable avec celles du *D. Stramonium*, si ce n'est, chez un certain nombre, que les piquants paraissaient un peu moins développés ou un peu moins serrés que sur ce dernier. Mais parmi les quarante individus qui firent l'objet de cette observation, il s'en trouva trois chez lesquels les traits du

D. levis apparaissaient avec des caractères tellement accusés qu'il n'était pas possible de les méconnaître et cela d'autant mieux, qu'au lieu d'être disséminés et comme fondus dans ceux de l'autre espèce, ils étaient tous concentrés sur les fruits. On y vit effectivement ces derniers se partager entre les formes si nettement tranchées de ceux des espèces parentes, mais de telle manière qu'un quart, un tiers, une moitié ou les trois quarts d'un même fruit appartenait exclusivement à l'une ou à l'autre, présentant ainsi un côté d'un vert foncé et hérissé de piquants, comme dans le *D. Stramonium*, tandis que l'autre, entièrement inerme, avait la teinte grisâtre des capsules de *D. levis*. Cette séparation des deux natures alliées alla même quelquefois jusqu'à se manifester par l'inégalité des côtés d'une même capsule, ce qui appartenait au *D. Stramonium* dépassant notamment ce qui était du *D. levis*.

L'influence de la plante mère, longtemps latente, finit donc par se faire jour dans les organes de la fructification; à mesure que les plantes avançaient en âge les fruits formés se rapprochèrent de ceux du *D. levis* au point que les derniers venus n'en différaient plus du tout.

Naudin résume ses observations ainsi :

« Dans certaines catégories d'hybrides, divers traits du père et de la mère peuvent apparaître dans toute leur pureté, soit sur un organe, soit sur un autre... Le retour plus ou moins rapide de cette progéniture aux types des espèces productrices ne tient pas au rôle de père ou de mère, mais à une certaine supériorité de l'une des deux espèces sur l'autre. On exprimerait la même idée en disant que, dans la lutte qui s'établit entre les espèces conjointes, l'une des deux est vaincue et finalement éliminée par l'autre. »

Etil conclut, dès 1859, à la généralité du phéno-

mène : « On saisit sans peine le lien qui existe entre l'hybridité disjointe et le retour graduel de l'hybride ordinaire aux types spécifiques de leurs parents. Au fond, c'est le même phénomène, celui du dégagement de deux espèces violemment réunies. Dans le premier cas, le dégagement s'effectue localement et brusquement; dans le second, il se fait avec lenteur et dans l'ensemble des organes; mais de quelque manière qu'il arrive, il est le critérium de l'autonomie spécifique relative des deux formes qui ont concouru à la production de l'hybride. »

L'expérience fut continuée et donna des résultats identiques dans les générations ultérieures. Une partie des fruits de l'hybride premier, quoique formés tardivement, arrivèrent à peu près à maturité. Les graines furent extraites principalement du dessous des valves non épineuses; semées en 1860, la plupart périrent; il y en eut quatre qui levèrent et donnèrent de belles plantes plus vigoureuses que les parents.

L'une d'elles fit un retour complet au *D. Stramonium*, fleurit et fructifia comme lui dès les premières dichotomies. Deux autres rentraient dans le même type, mais ne commencèrent à fleurir, comme les hybrides de première génération, que dans les quatrième et cinquième dichotomies. La quatrième, au contraire, fit entièrement retour au *D. levis* par ses capsules absolument inermes et de même grosseur que dans cette espèce, mais accusa encore un reste d'hybridité par sa haute taille et par la chute des fleurs dans les quatre ou cinq premières dichotomies.

Les descendants des graines récoltées sur une plante hybride à fruits épineux ont été classés en trois groupes :

7 individus ayant repris tous les caractères du *D. Stramonium*;

24 individus, très vigoureux, stériles dans les dichotomies inférieures, portant tous les caractères de l'hybride premier, encore très voisins de ceux du *D. Stramonium*;

6 individus, très vigoureux et stériles aussi dans les premières dichotomies, mais portant des capsules moins grosses et moins épineuses que celles du *D. Stramonium*. Sur plusieurs d'entre elles, on observa la disjonction signalée plus haut, à savoir des capsules très lisses sur une ou deux valves, quelquefois seulement sur la moitié d'une valve et même moins, et les portions lisses étant toujours plus courtes que les parties épineuses, entraînant un gauchissement du fruit.

1 individu enfin, rentré entièrement dans le type *levis* quoique avec une taille sensiblement plus forte et fructifiant dans toutes les dichotomies.

La troisième génération n'a été observée que sur des plantes issues de ce dernier individu de la deuxième génération. Il s'agissait de savoir s'il avait bien et définitivement repris les caractères et les tendances héréditaires du *D. levis*. Faute de place, 6 plantes furent seules conservées; toutes les six ont reproduit les caractères propres au *D. levis*, mais ont témoigné encore par leur allure d'un reste d'hybridité; deux dont la taille moyenne était 1 m. 40 ont fructifié dans toutes les dichotomies; les quatre autres, de près de 2 mètres, ne fructifièrent qu'à partir des cinquième à septième dichotomies.

Naudin s'assura d'ailleurs que la fécondation croisée accidentelle était extrêmement rare entre ces espèces de *Datura*. Sur 100 fleurs castrées avant la déhiscence des anthères et laissées à découvert, c'est tout au plus si une ou deux reçurent quelques grains de pollen provenant des plantes voisines; les fleurs non castrées étaient bien moins

exposées à cet accident, car le pollen des étamines propres, ouvertes avant la fleur, fécondaient le stigmate qui n'offrait ensuite plus de prise au pollen étranger.

D'autres observations ¹ faites sur des hybrides de Linaire, et suivies pendant cinq générations, ont confirmé les conclusions de Naudin sur la disjonction des hybrides entre espèces différentes.

Le 21 août 1854, 6 fleurs de Linaire commune (*Linaria vulgaris*) castrées dans le bouton eurent leurs stigmates couverts de pollen de la Linaire à fleurs pourpres (*Linaria purpurea*), sans avoir été au préalable isolées; elles ne donnèrent que 4 capsules bien nouées dont les graines fournirent 30 plantes de première génération F_1 , qui fleurirent au mois d'août 1855. Sur ce nombre, 27 étaient purement des Linaires communes et provenaient sans aucun doute de la fécondation naturelle par le pollende l'espèce; 3 étaient des hybrides manifestes.

Les caractères des parents et de l'hybride étaient :

Linaria vulgaris. Plante de 50 centimètres en moyenne, à tiges simples ou ramifiées seulement au voisinage de l'inflorescence; fleurs grandes, jaunes, à palais orangé.

Linaria purpurea. Plante de 1 mètre ou plus, rameuse dès la base et à rameaux divariqués; fleurs pourpres ou violettes, quatre ou cinq fois plus petites que celles du *L. vulgaris*.

F_1 . — *Linaria purpureo-vulgaris*. Plantes à taille plus élevée que *L. vulgaris*, à tiges ramifiées; fleurs de moitié plus petites que celle de la Linaire commune et jaunes, mais bariolées extérieurement ainsi que la lèvre supérieure de violet.

1. Nouvelles recherches sur l'hybridité dans les végétaux
Nouvelles Archives du Muséum, 1865, t. I.

Les trois plantes hybrides étaient exactement intermédiaires entre les espèces parentes et très semblables entre elles, malgré quelques différences insignifiantes dans le ton du coloris des fleurs. Elles furent peu fertiles et les graines récoltées dès la première année (1855) ne germèrent pas.

Ces Linaires sont des plantes vivaces; les graines récoltées sur les mêmes plantes l'année suivante (1856) furent plus nombreuses et, semées seulement au printemps de 1858, elles donnèrent plein succès. Naudin en obtint une longue plate-bande de 400 plantes qui fleurirent à la fin de l'été. L'aspect était bigarré avec prédominance marquée des teintes et des formes de fleurs de la Linaire commune.

Dans cette deuxième génération hybride (F_2), le dénombrement permit de reconnaître :

36 plantes à fleurs grandes, jaunes, fécondes, faisant retour complet à *L. vulgaris*;

44 plantes qui reproduisirent assez bien les trois premiers hybrides F_1 , tant au point de vue de leur coloris et de leur taille que de leur fécondité;

22 plantes manifestement plus voisines de *L. purpurea*, à fleurs petites, à éperons plus courts, à coloris contenant moins de jaune et plus de violet que F_1 ;

1 plante unique assez fertile ayant fait en apparence retour complet au *L. purpurea*;

Enfin, environ 300 pieds qui se classent, par l'ensemble de tous leurs caractères entre les premiers hybrides F_1 et la Linaire commune à fleurs jaunes. Manifestement les descendants hybrides de la 2^e génération tendaient à rentrer en majeure partie dans cette dernière espèce qui avait une forte prépondérance dans le croisement.

Or, au point de vue de la couleur des fleurs, Naudin retient l'attention en ces termes :

« Les couleurs jaune et pourpre, lorsqu'elles se

fondent l'une dans l'autre, donnent lieu à une teinte orangée obscure, qu'on désigne communément sous le nom de mordorée; c'est à peu près celle des fleurs de la Capucine commune. Les couleurs des deux Linaires, l'une jaune, l'autre pourpre auraient donc dû, en se fusionnant dans les fleurs de l'hybride, produire cette teinte; or, il n'en a rien été; ni les trois hybrides de première génération, ni les quatre cents de la seconde, ni les centaines des trois générations qui ont suivi n'ont rien présenté de semblable. Les couleurs des fleurs y ont été souvent affaiblies, mais *jamais elles ne se sont fondues en une teinte mixte uniforme; elles sont toujours restées distinctes sur des compartiments séparés de la fleur.* Voilà donc encore un cas d'hybridité disjointe, moins frappant au premier abord que celui du *Datura Stramonio-levis*, mais non moins certain et non moins important par ses conséquences. »

Le phénomène de la disjonction s'accroît au cours des générations suivantes. On peut en résumer les phases en quelques mots :

Retour plus ou moins complet d'un certain nombre d'individus aux types spécifiques;

Perpétuation sur d'autres individus des caractères propres à l'hybride premier;

Fécondité d'autant plus grande que les plantes sont plus voisines de l'un ou l'autre type spécifique.

En raison de ce fait, d'après Naudin, la lutte pour l'existence ne laisserait subsister dans la nature que les retours aux espèces souches; au bout d'un très petit nombre de générations, les hybrides doivent disparaître complètement.

*
* *

On a décrit d'autres exemples de l'hérédité en mosaïque, plus frappants par la netteté très apparente des caractères juxtaposés, mais dont l'origine

est malheureusement mal connue. Toutefois, il n'y a pas de doute qu'ils soient dus à un mélange intime de types spécifiques divergents ayant une tendance marquée à s'épurer au fur et à mesure de leur vieillissement.

Duchartre en a cité un cas qu'il est facile de retrouver dans les collections particulières de Vignes. Il mérite d'être exposé rapidement.

En 1860, une très vieille Vigne désignée sous le nom de *Chasselas panaché* ornait un mur de la propriété de M. Millet, à Meudon (Seine-et-Oise). A trois mètres du sol, s'étalaient plusieurs cordons issus d'une souche unique; les plus forts étaient de deux types différents, l'un à gauche ne portait que des grappes de raisins blancs sans traces de taches noires; l'autre à droite, que des grappes de raisins noirs légèrement panachés de blanc; les autres, au nombre de huit et beaucoup moins vigoureux, donnaient en majorité des grappes de raisins panachés et l'un deux, de quatre mètres environ, offrait un mélange remarquable de grappes blanches et noires, de raisins blancs et de raisins noirs et même des raisins en partie blancs et en partie noirs.

Souvent quelques grains blancs étaient dispersés dans la grappe de raisins noirs et alors situés surtout à l'extrémité de la grappe. Duchartre ¹ retint l'attention sur les faits suivants :

1° Les deux couleurs ne se fondaient jamais, mais le noir conservait toute son intensité et le blanc toute sa pureté jusqu'à la limite commune ;

2° Les lignes de séparation des couleurs étaient toujours dirigées dans le sens de l'allongement de la grappe, c'est-à-dire de la base au sommet du grain. Les hémisphères ou même les quarts de

1. P. Duchartre. Note sur le Chasselas panaché, *Bulletin de la Société botanique de France*, 1862.

sphère pouvaient être alternativement blancs et noirs;

3° Sur les rameaux et dans la même portion de grappe, les raisins noirs se développaient d'abord, puis les raisins de plus en plus blancs; bien que cette épuration tardive du grain blanc fût peu régulière, on conçoit que l'on peut par une taille convenable éliminer peu à peu les sarments et les grappes à raisins noirs pour obtenir un sarment ne portant que des raisins blancs.

En résumé, ce sont les portions âgées de l'individu panaché qui montrent la plus forte tendance à la ségrégation des caractères, la couleur récessive (blanc) n'apparaissant qu'après une longue période de développement de la couleur dominante (noire).

De même, dans les expériences de Naudin avec les *Datura* les portions de capsules lisses (caractère récessif) n'apparaissaient que très tard et par plages limitées, sur les dernières floraisons des hybrides à capsules épineuses (caractère dominant).

Beaucoup de lecteurs feront de suite un rapprochement avec les notions de dominance et de récessivité définies par Mendel (p. 216). Je les mets en garde contre l'entraînement naturel qui est de supposer qu'il s'agit de phénomènes identiques. Mendel suppose les caractères indépendants qu'il s'agisse de forme, de couleur ou de goût. Naudin, et après lui Duchartre, insistent sur la dominance momentanée, puis sur la juxtaposition côte à côte sur le même individu hybride de l'ensemble des attributs qui définissent les tissus paternels et maternels.

Sur les capsules en mosaïque de *Datura* des première et deuxième générations, les portions de capsule dépourvues d'épines étaient en même temps plus courtes et déformaient le fruit; leurs tissus avaient la consistance et la couleur des tissus du

D. levis. La ségrégation des essences spécifiques se fait en bloc; les espèces se dégagent l'une de l'autre avec tous leurs caractères morphologiques et toutes leurs qualités physiologiques.

De même, Duchartre insiste sur la séparation simultanée des constituants de l'hybride emportant chacun l'ensemble des caractères qui leur est propre. En fait, les grains noirs de la Vigne de Meudon avaient une saveur plus sucrée et plus vineuse; ils étaient plus agréables au goût que les raisins blancs; les feuilles des sarments à raisins noirs portaient des feuilles rouge-pourpre à l'automne, alors que celles des sarments à raisins blancs jaunissaient avant de tomber. Bref, la mosaïque se compose des fragments des espèces ajustées.

Dans les pépinières et les collections de fleurs, on rencontre un grand nombre de plantes qui se comportent de la même façon. Presque toutes sont des individus obtenus accidentellement dans les semis, que leur coloris très particulier a fait conserver, soit à titre de curiosité, soit à cause de la variété des effets produits par le contraste des couleurs rapprochées sur la même fleur.

Les Anémones et les Primevères hybrides, les Azalées et les Rhododendrons, les Pensées, les Dahlias, les Digitales en donnent de nombreux exemples. Ils ont été décrits par divers auteurs horticoles, comme des anomalies ou des accidents. Darwin y fait souvent allusion dans son ouvrage intitulé *Variations des animaux et des plantes sous l'influence de la domestication* (1868) et Korschinsky, sous le titre d'*Hétérogénèse* (1901), en a rassemblé des listes très suggestives.

L'exemple fourni par le *Lilas Varin* fait comprendre les raisons de la persistance de ces formes anormales dans les jardins et les avantages qu'un

horticulteur avisé peut retirer de la possession d'individus en mosaïque.

Varin, directeur du Jardin botanique de Rouen, fait connaître dans le *Bon jardinier* de 1804 l'origine de la forme de Lilas ornamental qui porte son nom : chaque année à partir de 1777, les semis des graines récoltées sur un lilas de Perse à feuilles découpées du Jardin ne lui donnaient que le Lilas Varin, qui porte depuis le nom spécifique *Syringa rothomagensis*.

Il est admis que cette forme n'est autre que le résultat du croisement du Lilas de Perse avec le Lilas ordinaire.

Syringa persica \times *S. vulgaris*.

C'est du moins l'opinion de Morren qui a observé sur le même arbuste en 1863 les trois formes de grappes de fleurs : grappes grêles, longues et lâches du Lilas de Perse et presque simultanément, mais très rarement, grappes compactes et violet clair du Lilas ordinaire, avec, toujours en abondance, des grappes tardives à fleurs violet foncé du Lilas Varin. La succession des trois étapes de floraison en font des plantes recommandables, d'autant plus qu'à la longue durée de floraison correspondent en outre des qualités de végétation particulièrement recherchées par les jardiniers. Les successions de floraisons sont en effet produites par la greffe qui assure le déséquilibre admiré par les amateurs, mais qui nécessite un travail délicat, souvent mal équilibré ; l'hybride en mosaïque donne les mêmes résultats par le développement naturel des branches âgées.

■
* *

Le genre Orge renferme toutes les Graminées à épis serrés et plats portant à chaque étage du rachis

trois épillets simples, à une seule fleur. Dans ce genre, les grandes espèces sont définies par la fertilité, ou par l'avortement, de l'ovaire des épillets latéraux. Lorsque les épillets médians de chaque étage sont seuls fertiles, on a affaire à l'espèce systématique que Linné nomme *Hordeum distichum*, connue des agronomes sous le nom d'Orge à deux rangs. C'est une forme très voisine de l'*Hordeum spontaneum* C. Koch, trouvée à l'état sauvage et caractérisée par un mode spécial de dissémination des grains ; à maturité, ils se détachent les uns des autres et entraînent avec eux un fragment de l'axe de l'épi qui reste solidement soudé à la base du grain. Les Orges cultivées conservent au contraire un axe entier, solide, qui s'oppose au rachis fragile de l'Orge spontanée.

L'espèce systématique *Hordeum distichum* se subdivise en sous-espèces ou espèces élémentaires. Viennent d'abord les Orges à épis compacts dont les épillets serrés les uns contre les autres s'écartent de l'axe et donnent l'aspect d'un éventail plus ou moins ouvert (fig. 12, e) ; la sous-espèce *Hordeum distichum erectum*, ou Orge à épis dressés, est très appréciée dans les régions à sol riche et fertile ; elle est une amélioration parfaitement définie d'une des plus anciennes espèces d'Orges cultivées, dont le *Zoocriton* de Columelle paraît être le prototype.

Dans les terres légères, crayeuses ou sablonneuses on lui préfère, en raison de la qualité de leurs grains et de leur rendement plus élevé, les Orges à épis arqués, classées dans la sous-espèce *Hordeum distichum nutans*, dont les épis grêles, effilés, à grains appliqués sur le rachis ressemblent avec leurs barbes serrées à un pinceau effilé ; à maturité, le poids des grains mûrs courbe l'axe de l'épi qui prend une forme de faucille (fig. 12, n).

Il n'existe pas à proprement parler d'Orges à

quatre rangs, mais seulement des Orges à six rangs et des Orges à deux rangs. Une erreur d'observation, consacrée par une longue habitude, a fait adopter dans la nomenclature les termes *Hordeum tetrastichum* et *Hordeum hexastichum* qui renferment toutes les formes cultivées dont les trois épillets de chaque dent du rachis sont fertiles. Lorsqu'on examine un épi de ces formes dans le sens de l'axe de la tige,

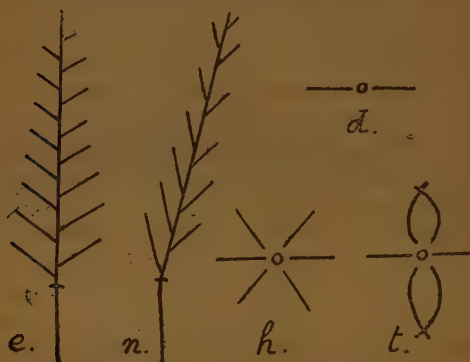


Figure 12.

les grains se projettent les uns sur les autres et forment six segments, alors que dans l'Orge à deux rangs il n'y a que deux segments (fig. 12, d).

L'*Hordeum hexastichum* L. proprement dit (fig. 12, h), offre une projection en forme d'étoile à six pointes correspondant à un hexagone régulier étoilé. L'*Hordeum tetrastichum* (fig. 12, t), ou Orge vulgaire, donne en projection deux pointes saillantes et opposées, tandis que les pointes latérales rapprochées deux par deux et entremêlées se confondent en deux masses, d'où le nom d'Orge à quatre rangs qui lui est attribué.

A ces différences de projection correspondent des dispositions spéciales sur l'épi qui font de l'*Hor-*

deum hexastichum le correspondant de l'Orge à deux rangs à épis dressés; comme pour cette forme, les épillets d'une même rangée sont comprimés les uns contre les autres, les barbes écartées à maturité par le gonflement des ovaires divergent et forment une sorte de houppe à six pans de poils symétriques par rapport à l'axe de l'épi. Chez l'*Hordeum tetrastichum*, les épillets sont moins serrés et leurs barbes ne s'étalent pas; les épillets latéraux s'entre-croisent de façon à former une sorte de tresse, leurs barbes s'appliquent étroitement en se courbant pour laisser passage à l'ovaire mûr qui se gonfle en grain; les épillets déviés de leur position initiale au cours de la formation de l'épi se groupent pour simuler une seule rangée à base double. Les conformations particulières des épis sont donc traduites par des particularités visibles sur les grains, ce qui facilite considérablement l'étude de la ségrégation des caractères héréditaires des hybrides.

Le grain de l'Orge est en effet une fleur complète, desséchée, dont l'ovaire transformé en fruit adhère aux glumelles et emporte avec lui le petit axe ou pédoncule qui le rattachait au rachis de l'épi. On y observe donc, à partir de la face ventrale (fig. 13), l'axe de l'épillet, couvert de poils, entouré sur une partie de sa surface par la glumelle ventrale qui, elle, est étroitement appliquée sur l'embryon et sur l'ovaire bourré par l'albumen amylicé. L'ovaire en se transformant en caryopse pousse devant lui les restes des étamines desséchées qui sortent par la pointe de l'épillet; le tout est enveloppé par la glumelle externe ou dorsale, à fortes nervures latérales symétriques et à nervure centrale saillante, épaisse, terminée par la barbe. La base du grain, effilée ou en bourrelet montre le mode d'attache de l'épillet sur le rachis de l'épi.

Dans un lot de grains d'Orges en mélange, il est très facile de distinguer les grains qui se rap-

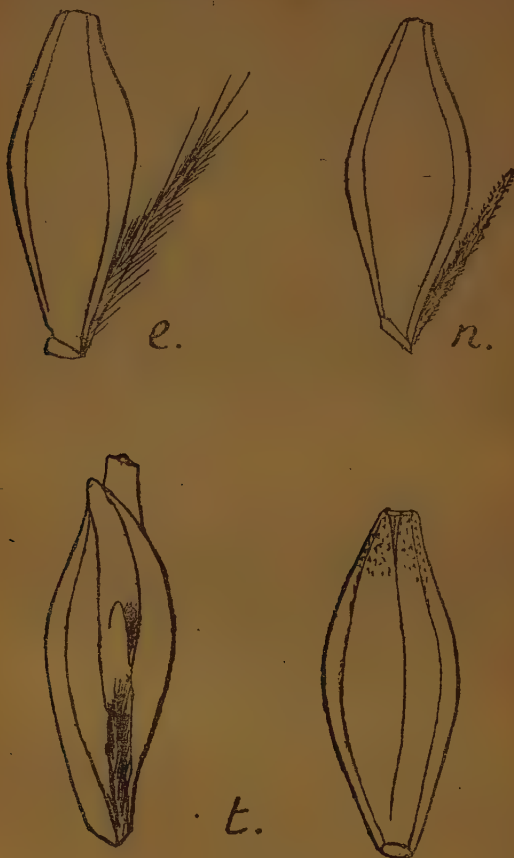


Figure 13.

portent à l'une des espèces nommées ci-dessus.

Les grains des épis compacts (fig. 13, e) de l'*Hordeum distichum erectum* et de leurs homologues à

six rangs, *Hordeum hexastichum*, offrent une base tronquée, arrondie, surmontée par un bourrelet qui rappelle la compression des épillets serrés les uns sur les autres. Les grains de l'*Hordeum distichum nutans* et de l'*Hordeum tetrastichum* ont une base ovale dont le grand axe, transversal et aminci, correspond à un développement libre (fig. 13, *n*). Enfin les grains latéraux des Orges à quatre rangs, en raison de la torsion des barbes et des pointes d'épillets, offrent une dissymétrie caractéristique (fig. 13, *t*).

L'examen approfondi à la loupe des grains d'Orges fournit de nouveaux caractères différentiels très précis pour la distinction des lignées.

Les axes d'épillets, entraînés par les grains mûrs, sont logés dans la fente ventrale des grains; une légère pression de l'ongle les fait sortir de leur logement et on remarque sur eux, tantôt des poils longs, raides, brillants formant un pinceau (fig. 13, *e*), tantôt des poils courts, enroulés en tire-bouchon, cotonneux (fig. 13, *n*). L'analyse des organes des fleurs jeunes montre que les mêmes poils se développent sur les pièces internes des fleurs qu'on nomme glumellules.

Sur la face dorsale des grains, les nervures latérales sont diversement ornées et portent, tantôt de nombreuses petites épines serrées, rappelant les dents du Brochet, sur les grains de l'*Hordeum tetrastichum* (fig. 13, *t*), tantôt alignées en dents de scie qui se prolongent sur les barbes chez la plus grande partie des Orges à deux rangs (fig. 14, β) et parfois complètement absentes, comme c'est le cas pour les meilleures Orges de Brasserie (fig. 14, α).

Cette description minutieuse était nécessaire pour donner une impression exacte des phénomènes d'hybridité disjointe observés dans mes cultures de croisements d'Orges pures.

En 1906, j'ai réalisé le croisement d'une Orge pure à deux rangs à épis lâches du Nord de la France (Orge de Bourbourg, cataloguée *Hordeum distichum nutans* α , lignée 0.190) avec une Orge à deux rangs à épis dressés (Orge Impériale cultivée à Grignon, cataloguée *Hordeum distichum erectum* β , lignée 0.631). L'hybride direct 0.190×0.631 et son réciproque 0.631×0.190 sont très faciles à obtenir

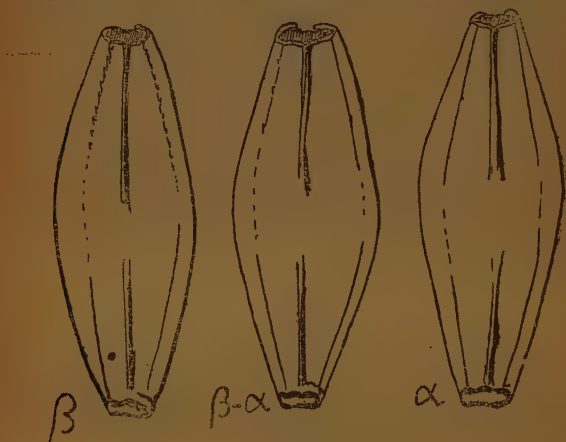


Figure 14.

à partir des épis des deux plantes choisies alternativement comme père et comme mère (voir p. 230).

En première génération, j'ai obtenu 9 plantes ayant pour origine 0.190×0.631 et 8 plantes ayant pour origine 0.631×0.190 , soit en tout 17 hybrides très vigoureux, intermédiaires pour la plupart des caractères entre les deux parents. Comme dans le croisement des *Daturas* à fruits épineux et à fruits lisses réalisé par Naudin, les grains à épines sont les plus fréquents et, sur 14 plantes, tous les grains de tous les épis offrent

ce caractère. Mais trois plantes donnent des épis avec une mosaïque composée de grains à épines β et de grains sans épines α , et, en examinant de très près les grains de ces plantes, j'ai découvert une forme intermédiaire nommée β - α . La figure 14, représente les trois sortes de grains; on y remarque sur la face dorsale du grain β la série régulière des petites dents qui ornent, comme les dents d'une lame de scie, les deux nervures latérales; le grain β - α présente trois dents espacées sur la nervure de gauche et une très petite dent sur la nervure de droite; le grain α ne présente aucune dent. Il est possible de reconnaître au toucher les grains qui correspondent à ces trois types de caractères; la barbe qui termine le grain β est rugueuse et happe la peau fine de l'entre-deux des doigts entre lesquels on la fait glisser; les barbes des deux autres sortes de grains sont beaucoup moins rugueuses.

La figure 15 montre la répartition des grains à nervures épineuses, à nervures à peine dentées et à nervures lisses sur cinq épis prélevés parmi ceux des trois plantes offrant l'hérédité en mosaïque. Les trois épis à gauche, provenant du croisement 0.190×0.631 , bien développés puisqu'ils portent de 20 à 25 épillets, montrent le mélange irrégulier des grains sans épines au milieu des grains épineux. Toutes les distributions y sont figurées: les épis *a* et *b* répondent aux types les plus fréquents avec des grains sans épines plus nombreux à la base et au sommet qu'au centre des épis; la répartition est plus irrégulière sur l'épi *d*; il arrive souvent, tel l'épi *e*, qu'un seul côté porte le mélange des deux sortes de grains, l'autre côté ne montrant que des grains à épines.

Il est tout à fait rare, et je ne l'ai rencontré que sur une vingtaine d'épis, parmi les milliers d'épis

un décimètre plus long chez la même lignée ; par la floraison, les épis de celle-ci restant très longtemps enfermés dans la gaine de la dernière feuille, alors que les épis de l'autre lignée sortent rapidement de la gaine ; par les grains de 0.631 rapidement gonflés et desséchés encore plus rapidement. En plus des caractères de chaume, de rachis, d'épis et de grains distinctifs de ces deux espèces élémentaires, la lignée 0.631 présente la curieuse particularité de perdre ses barbes de très bonne heure, alors que les grains ne sont pas encore tout à fait mûrs ; on ne constate pas cette chute sur la lignée 0.190, dont la vigueur est remarquable et la maturation lente. Chez l'hybride, les barbes restent pour la plupart fixées aux grains ; lorsqu'elles tombent, j'ai vérifié qu'elles étaient toujours portées par des grains à épines.

En résumé, la mosaïque des caractères avec ou sans épines traduit une mosaïque de tissus et de qualités beaucoup plus profonde ; on ne saurait la décrire avec exactitude sans présenter le matériel aux diverses étapes de la floraison et de la maturation des épis.

J'ai suivi la descendance des grains portés par les cinq épis décrits ci-dessus jusqu'à la cinquième génération (1908 à 1912). Les caractères notés grains par grains sur ces épis ne sont pas nécessairement transmis aux épis des descendants. Autrement dit un grain hybride portant des épines à la première génération ne donne pas nécessairement naissance à une plante (2^e génération) ne portant que des grains à épines et, réciproquement, un grain sans épines à la première génération ne donne pas nécessairement une plante de deuxième génération ne portant pas d'épines. Il reste une certaine indépendance entre les caractères dissociés sur les glumelles et les caractères des embryons qui y sont

renfermés. Certains grains α donnent même des épis à grains β - α et β , mode de retour à l'un des ancêtres récessifs qui ne se constate jamais dans les lignées épurées qui résultent du croisement de deux variétés appartenant à la même espèce élémentaire (p. 233).

J'ai attiré l'attention sur ces faits de 1908 à 1910 dans plusieurs notes présentées à l'Académie des sciences. La mosaïque des caractères et la ségrégation de ceux-ci, sur des portions très voisines des plantes hybrides, est l'indice certain d'une divergence profonde entre les lignées combinées par l'hybridation. Elle permet de prévoir de nombreuses irrégularités dans les descendances et le sélectionneur qui fait reposer la diagnose de la pureté des lignées sur la transmission intégrale et régulière à tous les descendants d'une particularité visible sur quelques grains doit écarter les plantes offrant la mosaïque de tous les essais réalisés en vue de la pureté et de l'uniformité du type.

Ce critérium est d'autant plus important que la fécondité des plantes est manifestement liée à ces mélanges imparfaits. Un examen attentif de la figure 15 montre sur chacun des épis quelques épillets avortés qui y sont représentés par le signe o ; il y a un grain avorté sur les épis a et c , deux grains avortés sur l'épi d et trois grains avortés sur les épis b et e . La position même de ces épillets avortés échelonnés au milieu d'épillets fertiles indique que l'avortement est le résultat de qualités innées des plantes et non la conséquence d'une nutrition insuffisante ou d'une floraison défectueuse. Sur ces épis qui ont été choisis parmi les mieux développés des hybrides, la réduction de fécondité atteint 10 p. 100; si l'on avait pris les épis au hasard, on aurait pu trouver jusqu'à

50 p. 100 d'épillets avortés, ce qui entraîne une diminution de grains de 20 à 30 p. 100 du rendement fourni par les mêmes plantes sans avortement.

Cet exemple de croisement entre Orges à deux rangs à épis dressés et à épis arqués est relativement fertile. Je vais terminer ce chapitre par l'exposé d'un cas beaucoup plus apparent, où la mosaïque des caractères bien accusée est complétée par des tendances très fortes à l'avortement, au point de limiter la durée des expériences, à cause de la disparition du matériel.

En 1907 j'ai fécondé, après castration, quatre épis de la lignée 0.1231, appartenant à l'espèce *Hordeum tetrastichum pallidum* ♂ isolée dans un lot d'Escourgeon (Orge à six rangs) des environs de Carcassonne, avec le pollen prélevé sur une lignée 0.202 de l'espèce *Hordeum distichum nutans* ♂ (Orge à deux rangs) isolée dans un lot de Paumelle cultivée dans la région de Mende (Cantal). Cette opération a donné de bons résultats et, sur chaque épi, j'ai récolté un certain nombre de grains hybrides qui ont fourni, comme première génération, des plantes vigoureuses offrant toutes des épis à deux rangs. Sur les 19 hybrides élevés jusqu'à la récolte, 8 ont été choisis pour suivre la disjonction des caractères en seconde génération et fournirent 401 plantes vigoureuses et assez fertiles. Les plantes à six rangs étaient presque aussi nombreuses (134) que les plantes à deux rangs; mais presque toutes offraient la mosaïque des caractères, à savoir des épis dont la base était constituée sur le plan des épis à six rangs, tandis que l'extrémité des épis, effilée, était du type à deux rangs.

J'ai représenté sur la figure 16 trois de ces épis *a*, *b*, *c*. Presque toujours la disjonction se produit à partir des deux tiers des épis et l'axe est souvent

nu sur une certaine longueur, comme si le passage d'une texture à l'autre ne pouvait se faire sans entraîner l'avortement localisé des épillets. Plus rarement, comme sur l'épi *a*, un côté de l'épi est du

type à deux rangs (côté de gauche) tandis que l'autre (côté de droite) est du type à six rangs. (Sur la figure on a représenté deux épillets seulement au lieu de trois pour faciliter l'impression).

Il faut remarquer aussi l'importance des avortements. Les épillets stériles y sont représentés par un *o* et sont échelonnés tout le long de l'épi. La culture de ces lignées est rendue difficile par la réduction notable de fertilité de ces types aberrants. Les retours complets aux types à deux rangs donnent eux-mêmes des épis



Figure 16.

dont plus de la moitié des épillets est avortée.

Comme pour l'exemple précédent, les types spécifiques juxtaposés sur le même épi ne sont pas complètement épurés; les grains pris sur les portions à deux rangs d'épis offrant six rangs à la base donnent des plantes à épis mixtes ou même à épis portant tous six rangs de grains. La distribution en mosaïque des épillets n'entraîne pas nécessairement la distribution corrélatrice des embryons. Par ce caractère, l'hybridité disjointe se distingue des

associations plus simples constatées chez les hybrides de greffe dont il sera fait mention plus loin.

Cette remarque montre l'importance que le sélectionneur doit attacher à la découverte de la ségrégation des caractères en mosaïque. Il arrive souvent, et l'hybride de l'Egilops et du Blé nous en a fourni un exemple (p. 110), que la stérilité relative des hybrides entre espèces élémentaires diminue à mesure que les générations augmentent; la sélection naturelle en ce cas élimine des cultures et des épreuves les combinaisons sexuelles qui resteraient presque stériles.

La même sélection n'agit pas avec une intensité comparable sur les caractères ornementaux des glumelles et l'examen attentif des disjonctions végétatives permet de reconnaître un état d'instabilité de la lignée hybride, alors même que le sélectionneur n'a pas constaté que cet état entraîne un effet immédiat sur la fécondité. Or, tous les sélectionneurs savent qu'une lignée hybride très féconde en un lieu donné peut être affectée par une tendance marquée à l'avortement lorsqu'on la cultive en un autre point; souvent, dans les mêmes conditions expérimentales, les différences saisonnières inévitables d'une année à l'autre suffisent pour faire réapparaître une stérilité qu'on croyait avoir éliminée par la sélection des années précédentes. En un mot, la mosaïque des caractères est un indice précieux pour discerner et écarter de la multiplication dans la grande culture les lignées qui traduisent, par cet état, une hétérogénéité fondamentale ayant une influence énorme sur le rendement.



Des circonstances mal connues peuvent provoquer la mosaïque chez certains hybrides habituellement

mixtes. Dans une étude poursuivie pendant de nombreuses années *Sur les Nævi pigmentaires*¹, G. Variot cite un exemple fort curieux de l'hérédité du pigment de la peau observée sur une mulâtresse âgée de trente-quatre ans, en traitement dans un hôpital de Paris soumis à sa surveillance.

Cette femme était née à Paris d'une mère blanche originaire du département du Nord et d'un père mulâtre à peau bronzée, né à la Martinique. Elle portait des signes évidents de son ascendance nègre ; les cheveux légèrement laineux, les lèvres épaisses, le front bombé ainsi que les iris d'un brun foncé étaient caractéristiques. La peau de la face était assez fortement pigmentée, donnant approximativement la nuance de la peau d'un Arabe.

Voici le fait le plus remarquable. Cette femme était *pie* avec répartition par taches du pigment sur tout le corps. J'emprunte la description suivante avec tous les détails à M. Variot :

« Lorsqu'on examine la peau du corps, on remarque sur les épaules, les bras, le partie antérieure de la poitrine, de petites taches jaune-brunâtre ; les unes ponctuées, les autres grandes comme une lentille, quelques-unes égalant en surface une pièce de cinquante centimes.

« Ces taches pigmentaires tranchent nettement sur le fond de la peau ; à la nuance près, elles rappellent comme dissémination et comme inégalité de dimension les extravasats purpuriques.

« Sur les avant-bras, on ne voit que quelques taches très claires, de la grandeur d'une pièce de un franc et d'un contour irrégulier.

« Sur le poignet gauche, grande plaque café au lait de 8 centimètres de long sur 4 centimètres de large, n'empiétant pas sur les mains.

1. *Bulletin Soc. d'Anthropologie de Paris*, IV^e série, t. I, 2 janvier 1890, p. 16.

« La peau du dos et de la région fessière est tachetée, tigrée comme celle de la poitrine. Quelques taches brun clair, plus étendues, sont parsemées au milieu des mouchetures.

« Les pieds et les jambes sont indemnes. Sur la peau des cuisses, on voit seulement quelques plaques pigmentaires de la grandeur d'un sou et très espacées.

« La peau de l'abdomen est assez tigrée. Mais, en outre, on est frappé par l'existence d'une zone fortement et uniformément pigmentée, qui occupe la région pubienne, en dépassant les poils de trois centimètres. Sur les côtés, cette grande plaque brune s'étend aux fosses iliaques et est limitée très brusquement, en bas, par les plis des aines. La ligne de démarcation supérieure d'avec la peau de l'abdomen est extrêmement sinueuse. Si l'on excepte la pigmentation anormale, cette zone sous-pubienne n'offre pas d'autre altération apparente. »

D'après M. Variot, la pigmentation spéciale de cette mulâtresse différerait notablement de la mélanodermie observée couramment chez les Blancs et décrite sous le nom de *nævus*. Chez eux, à la tache pigmentaire correspondent des altérations de texture du derme, traduisant l'existence antérieure et parfois permanente de phénomènes inflammatoires localisés. Chez la femme pie il n'y avait rien de pathologique et bien qu'il n'ait pas été possible de s'en assurer par des coupes anatomiques, il paraît bien probable pour ne pas dire certain que les accidents de pigmentation offerts par cette femme étaient dus à une infiltration pigmentaire siégeant *uniquement* dans l'épiderme. Les mulâtres offrent souvent des taches analogues noires sur les gencives et c'est un caractère connu, chez certains Chiens de race, de posséder régulièrement des taches analogues.

L'hérédité en mosaïque est un phénomène relativement rare dans la nature, plus fréquent chez les plantes hybrides propagées par la greffe que dans les lignées hybrides fécondes et multipliées par le semis. Néanmoins, l'attention n'ayant pas été attirée sur ses particularités, il est probable qu'un grand nombre de cas sont passés inaperçus jusqu'à présent.

On les obtient en général par le croisement de lignées appartenant à des espèces divergentes; la ségrégation des caractères se produit sans règles précises, quoique plutôt aux extrémités des axes, ou dans les bourgeons tardifs; elles sont un signe de vieillissement de l'hybride.

Dans les cas où la stérilité est peu accusée, on peut obtenir des lignées offrant régulièrement ces caractères de disjonction¹ et, par ce procédé, on doit pouvoir expliquer l'origine des lignées de plantes à fleurs striées et dans bon nombre de cas aussi des lignées d'animaux à pelage maculé.

Chez elles, comme chez les hybrides en mosaïque, la ségrégation des caractères morphologiques ne correspond pas rigoureusement à une épuration complète des éléments sexuels; cette particularité n'est pas sans intérêt, car elle permet de distinguer les hybrides provenant de croisements des hybrides dits de greffe, obtenus par la juxtaposition de tissus végétatifs soudés intimement par la greffe dont les parties épurées ont une fertilité normale.

1. Johannsen à Copenhague a cultivé des lignées d'Orges reproduisant régulièrement la *schartigkei*t à chaque génération, c'est-à-dire les épis ébréchés qui dans mes essais sont un signe d'hybridité.

CHAPITRE V

L'hérédité unilatérale et la parthénogénèse mâle.

Définition et propriétés physiologiques des hybrides unilatéraux. — Pollinisation et fécondation : fruits sans pépins.

Expériences de Millardet ; faux hybrides de Fraisiers. — Hybrides ne possédant que les caractères paternels. — Hybrides à caractères maternels. — Confirmation des expériences par Solms Laubach. — Influences relatives du père ou de la mère sur l'hybride. — Hybrides unilatéraux de Ronces, de Vigne et de Vigne Vierge, de Broméliacées.

Hérédité unilatérale et parthénogénèse mâle ; interprétation de Giard. — Hybrides de Grenouilles et de Crapauds.

Considérations générales sur l'hérédité mixte, l'hérédité en mosaïque et l'hérédité unilatérale.

On désigne sous le nom d'*Hérédité unilatérale*, la transmission, après croisement, de tous les caractères de l'un, et de l'un seulement, des parents aux enfants et à leurs descendants.

Par ce mode de transmission, l'un des deux progéniteurs paraît n'avoir aucune action, sauf celle de provoquer le développement de l'ovule maternel. Et dans beaucoup de cas, en effet, une sorte de pseudofécondation prépare ou augmente la tendance à un développement parthénogénétique très fréquent chez les hybrides formés entre espèces élémentaires à l'état sauvage.

L'hybridité de la lignée est cependant manifestée par des propriétés accessoires et l'influence de l'au-

tre parent, complètement annihilée en ce qui concerne le développement des caractères différentiels chez les descendants, se traduit par des modifications notables de vigueur, de fécondité et de fertilité des produits. Le mélange des protoplasmas résultant de la fécondation croisée a conservé le privilège de donner un ébranlement notable à l'ensemble des facteurs qui activent l'assimilation et retardent l'apparition des éléments sexuels et, en raison de cette vigueur exceptionnelle, les produits constituent dans beaucoup d'exemples de véritables perfectionnements au point de vue de leur utilisation par l'homme.

Enfin, il existe des exemples beaucoup plus étranges mais fort rares encore où l'enfant et ses descendants prennent tous les caractères paternels, comme si la mère de l'hybride n'était qu'un hôte de passage momentané des grains de pollen, éléments mâles, qui se développeraient sur elle en parasites pour mettre en valeur tous leurs attributs.

Le grain de pollen présente, en effet, vis-à-vis de l'organisme maternel récepteur, tous les caractères d'un hôte qui peut, à beaucoup d'égards, être regardé comme un parasite. Le tissu lâche et bourré de matières sucrées, qui constitue toujours les stigmates et certaines portions internes des styles, est un milieu de culture très favorable au développement des Levures et des Champignons filamenteux; on s'explique avec peine comment de nombreuses fleurs adaptées à la fécondation croisée ne sont pas plus souvent souillées par le développement accidentel des germes transportés par l'air. Cette particularité a conduit plusieurs auteurs à imaginer que les cellules de l'ovaire sont capables de sécréter des toxines inhibitrices du développement de tous les organismes étrangers et des organismes inaptes à

fusionner leur protoplasma avec celui des cellules de la plante hôte. La sélection aurait conservé les seules lignées possédant un mode de défense naturelle contre les multiples imprégnations, destructrices des embryons légitimes. Mais, en examinant de près les faits, on est obligé d'avouer que cette explication générale est complètement insuffisante dans les nombreux cas particuliers de développement apogamique des ovaires.

La famille des Courges a donné lieu à de nombreuses études à ce point de vue. Les sexes y sont d'ordinaire séparés; les fleurs mâles nombreuses se développent en groupes peu fournis à l'aisselle des feuilles les plus jeunes et les fleurs femelles sont isolées à l'aisselle des feuilles plus âgées; souvent aussi les sexes sont répartis sur des plantes distinctes.

La fleur femelle isolée de Courge présente ce caractère particulier de vivre un nombre très limité, d'heures qui ne dépasse guère la durée d'une journée; il se forme à la base des jeunes ovaires non fécondés un tissu spécial comparable à celui qui apparaît à l'automne à la base des pétioles des feuilles, quelque temps avant leur chute, et la formation de ce tissu est suivie de la chute de la fleur qui meurt sans nouer. Lorsque l'ovaire de la Courge est pollinisé, ce tissu ne se forme pas; l'ovaire croît très rapidement et reste attaché solidement à son pédoncule, même si les ovules ne se développent pas.

M. Massart, professeur à l'Université de Bruxelles, a montré par des expériences très ingénieuses que l'on pouvait décomposer le phénomène de l'imprégnation de l'ovaire par le grain de pollen en deux phases successives qui ne sont pas nécessairement liées l'une à l'autre¹. La pollinisation consisterait en l'excitation

1. Pollinisation sans fécondation. *Bull. Acad. des Sciences de Bruxelles*, 1902.

donnée à l'ovaire par le contact irritant et le développement en simple parasite du pollen et du tube pollinique dans les tissus du stigmate ; cette pollinisation suffit pour faire adhérer l'ovaire d'une façon solide au pédoncule et très souvent les tissus prennent un accroissement considérable, alors même qu'aucun ovule n'est atteint par les tubes polliniques. La *fécondation* proprement dite est une seconde phase qui suit la première et la complète ; elle serait souvent impossible si les tissus de soutien de l'ovule n'avaient été préalablement excités par le développement, comme parasite, des tubes polliniques qui ont amené un état de turgescence particulier favorable au développement des jeunes ovules.

Le développement des nombreux fruits, tels que celui des Poires et des Pommes sans pépins est le résultat de la pollinisation seule, car les ovules n'y existent qu'à un état tout à fait rudimentaire. Néanmoins l'intervention du pollen paraît indispensable pour provoquer le développement des tissus charnus à la façon d'un Champignon qui détermine la croissance d'une galle. La meilleure preuve en est que ces arbres fruitiers sont soumis aux règles saisonnières qui régissent la productivité des Poiriers et des Pommiers à pépins. Les années pluvieuses, à intempéries printanières, qui détruisent le pollen dans les boutons floraux et dans les fleurs à peine épanouies, agissent exactement de la même façon, au point de vue de la récolte, sur les arbres à fruits dépourvus de pépins et sur les arbres à fruits pourvus de pépins.

Ce n'est pas le cas pour d'autres inflorescences telles les Ananas ou de fruits tels les Bananes, dont le développement paraît absolument indépendant de toute pollinisation ; ici le développement des tissus charnus des ovaires est toujours parthénocarpe sans l'intervention d'aucun agent excitateur.

Par contre, le fruit composé des Figuiers donne une série de cas de passage depuis l'intervention nécessaire d'un Insecte, le *Blastophaga*, qui pique l'intérieur des fruits avec sa tarière et en provoque la croissance, jusqu'au développement apogamique des graines fertiles. Dans quelques cas, le pollen transporté par l'Insecte détermine de véritables fécondations, mais le plus souvent les grains restent vides. On réussit à en amener la formation par la simple piqure des jeunes réceptacles avec une aiguille flambée ; les tissus meurtris agissent à la façon du pollen parasite pour l'excitation du fruit qui se développe ensuite sans autre intervention.

Ces notions relatives à physiologie de fruit sont indispensables pour suivre avec intérêt l'exposé des faits d'Hérédité unilatérale qui vont être exposés dans ce chapitre.

Les cas les plus typiques ont été observés sur les Fraisiers et le fruit du Fraisier se développe souvent en une masse charnue succulente, alors que les akènes ou grains distribués à sa surface sont très peu nombreux et même vides. Presque toujours les Fraises sont cueillies avant même que les graines aient pris un développement suffisant pour être capables de germer et il faut les laisser en place pendant des semaines après le gonflement et le ramollissement des réceptacles pour en obtenir des akènes assez bien formés pour réussir les semis. Dans de nombreuses circonstances d'ailleurs les graines mûres bien pleines et bien conservées de Fraisiers ne germent pas, sans qu'on puisse en attribuer la cause à un mauvais état des embryons.

Ces diverses circonstances expliquent pourquoi les expériences dont il va être question sont encore peu connues et n'ont pas été suffisamment répétées pour que leur portée ait pu être généralisée. Depuis

1909, je consacre une partie de mon temps à la réalisation d'hybrides de Fraisiers qui m'ont donné des résultats fort curieux, ne coïncidant d'ailleurs que dans quelques cas avec ceux qui ont été obtenus par Millardet de 1884 à 1894, dans ses cultures expérimentales de Bordeaux.

*
* *

Dans une Note sur l'*hybridation sans croisement ou fausse hybridation*¹, Millardet s'est proposé de démontrer que chez le genre Fraisier (*Fragaria*) les produits obtenus par l'hybridation de certaines espèces font exception à la règle générale de l'hérédité mixte, en ce sens qu'ils reproduisent intégralement le type spécifique du père ou celui de la mère et ressemblent par conséquent exclusivement soit à l'un, soit à l'autre, *sans réunir jamais à la fois*

1. *Mémoires de la Société des Sciences physiques et naturelles de Bordeaux*, 4^e série, t. IV, 1894, 28 pages.

Millardet, né à Montmirey-la-Ville (Jura) le 3 décembre 1838, mort à Bordeaux le 15 décembre 1902, est surtout connu par ses hybridations de Vignes en vue de la lutte contre le Phylloxera.

Sa compétence comme botaniste est hors de doute. Après avoir fait des études de licence ès sciences à Paris, il passa quatre années dans les laboratoires de Heidelberg et Fribourg-en-Brisgau auprès des professeurs éminents Sachs, Hofmeister et de Bary qui lui donnèrent une connaissance approfondie de la physiologie végétale et de la biologie des Cryptogames. Ses premiers travaux relatifs au Mouvement des Sensitives et au Développement du Prothalle des Cryptogames, ont été très remarqués. Nommé professeur à Strasbourg, puis à Nancy, il fut désigné en 1876 comme titulaire de la Chaire de Botanique de la Faculté des Sciences de Bordeaux.

Il fut de suite intéressé à la lutte, si importante pour la région, contre les ravages du Phylloxera et préconisa la préparation d'hybrides résistants, par le croisement des variétés de Vignes françaises avec les diverses formes américaines les

aucun des caractères distinctifs des deux espèces composantes.

La valeur scientifique et la compétence technique de Millardet, les irrégularités profondes constatées par de nombreux auteurs, avant et depuis, dans la transmission des caractères des Fraisiers par semis et plusieurs vérifications que j'ai réussi à faire dans des cultures expérimentales de Bellevue avec d'autres formes me donnent la conviction que ces recherches, dont la valeur est parfois discutée, sont probantes et qu'on ne peut rien enlever à leurs conclusions, sans études approfondies qui restent à faire.

Toutes les hybridations de Millardet ont été réalisées sur des plantes isolées, cultivées en pots et placées sous autant de grandes cages de fil de fer garnies de tulle et parfois de mousseline très fine, plongeant par leur partie inférieure dans de petits bassins de terre cuite pleins d'eau. Ces précautions étaient indispensables à la fois pour écarter les Insectes butineurs des fleurs et les Fourmis qui fréquentent les fleurs et les fruits du Fraisier. J'ai constaté dans mes recherches que les Limaces sont

moins atteintes. Avec l'aide de M. Grasset, il ne réalisa pas moins de 12.000 hybrides. Aucun n'a donné, comme ses créateurs l'espéraient, un producteur direct digne de rivaliser pour la qualité de ses produits avec les anciens cépages bordelais; mais des hybrides de Vignes américaines entre elles fournirent plusieurs porte-greffe de grande valeur.

Les hybridations de Fraisiers furent entreprises pour mettre en évidence certaines règles des croisements, plus commodes à suivre sur les Fraisiers que sur les Vignes. Millardet a signalé plusieurs cas de faux hybrides chez les Vignes et chez les Ronces, mais n'a guère insisté sur ces derniers; c'est surtout par ses études sur les Fraisiers qu'il apporta une importante contribution aux problèmes généraux de l'hérédité.

Il est tout à fait regrettable que les Collections de Fraisiers utilisées par Millardet soient disparues; mes recherches à leur sujet sont restées sans succès.

aussi des facteurs non négligeables favorisant la fécondation croisée; les soins pris par Millardet devaient les écarter, bien qu'il n'insiste pas sur ce point.

Les fleurs sur lesquelles ont été tentées les expériences ont toujours été castrées dans le bouton avant l'épanouissement et vingt-quatre heures au moins avant l'ouverture des anthères. La castration terminée, les plantes étaient isolées sous les cages et la pollinisation n'avait lieu que le lendemain ou le surlendemain avec du pollen de fleurs cueillies la veille ou l'avant-veille, conservé dans des boîtes spéciales à chaque espèce.

Parmi les nombreux essais réalisés et décrits, l'un d'eux est particulièrement remarquable :

Hybridation n° 10, faite en 1885.

La plante choisie comme mère appartenait à une variété nommée *Black-Hautbois* (*Fragaria elatior*), identique au type sauvage de France par tous les caractères sauf en ce qui concerne les fleurs qui sont hermaphrodites au lieu d'être unisexuées.

Cette plante a été fécondée par du pollen en bon état d'une ancienne variété de Fraisier américain à gros fruits, la variété *Globe*, hybride connu des espèces *Fragaria Chiloensis* et *Fr. Virginiana*.

Le croisement réalisé en 1885 s'écrit avec les conventions ordinaires :

Hybridation n° 10 = *Black-Hautbois* \times *Globe* ;
il fournit quinze hybrides bien développés dont quatorze reproduisirent exactement le type spécifique de la mère et sont désignés par les symboles 10-1, 10-2, 10-3...

Un seul, l'hybride (10-6), reproduisit le type du père sans aucun caractère, même peu accusé, de la mère. Il était vigoureux, à fleurs de moyenne grandeur et hermaphrodites. Les étamines étaient normales et les anthères renfermaient un pollen com-

posé pour deux tiers de grains vides, pour un tiers de grains normaux. Cette particularité d'ailleurs n'est pas due à l'hybridation proprement dite; la plupart des Fraisiers, même sauvages et purs, donnent un haut pourcentage de pollen avorté. La plante 10-6, très fertile, donna des fruits d'un tiers plus petits que ceux de la variété *Globe*, mais à saveur identique à celle des fruits de cette variété.

L'hybride 10-6 fut isolé sous une cage couverte de mousseline; les graines récoltées avec soin furent semées en 1890. Millardet en obtint quatorze plantes vigoureuses, toutes du type *Globe*, fertiles et à fleurs hermaphrodites comme l'hybride F₁ (10-6). Toutefois, chez quelques plantes, les étamines étaient quelque peu réduites en nombre et en longueur; le pollen parut normal. Les fruits étaient identiques par la forme, la couleur et le goût à ceux de la mère (10-6), mais en général beaucoup plus gros et par conséquent tout à fait analogues aux fruits de la variété paternelle utilisée pour obtenir l'hybride premier.

Cette épreuve fut complétée par un semis de graines du même hybride (10-6) provenant de fruits fécondés à l'air libre. Les 39 plantes qui levèrent étaient identiques aux précédentes, mais plus vigoureuses dans l'ensemble.

Ainsi le *type paternel a été transmis uniquement et sans déviation*, sauf une légère diminution de taille du fruit; 53 descendants de cet hybride premier n'ont montré aucune déviation. La transmission paraît complète et définitive.

Dans une autre épreuve où le type *Globe* intervenait encore comme plante paternelle, Millardet a observé la même transmission intégrale des caractères du père, sauf l'avortement très prononcé des étamines.

L'hybridation en question fut réalisée en 1885 entre le *Fraisier des Quatre-Saisons blanc*, variété du *Fragaria vesca* L. d'Europe, comme mère et la variété *Globe* comme père.

Le semis des graines n'a fourni qu'une seule plante, identique au type paternel. Très vigoureuse, elle fleurit abondamment, mais ses fleurs étaient petites et les étamines atrophiées donnaient des anthères mal venues ne contenant pas de pollen. Les ovules devaient aussi être stériles, car ses fruits n'ont jamais noué. C'est un cas d'association de lignées divergentes au premier degré de spéciété défini par Naudin; il est curieux que seuls les caractères végétatifs paternels aient été transmis à l'hybride.

Le même *Fraisier des Quatre-Saisons blanc* avait été fécondé par Millardet en 1884 avec le pollen d'une forme de l'espèce *Fragaria Chiloensis* qui vit à l'état sauvage au Chili et en Californie. Alors que les types sauvages proprement dits sont unisexués et les plantes dioïques, la plante utilisée pour cette épreuve était hermaphrodite et donnait des fruits abondants.

Le croisement n° 11 (1884) :

Fraisier des Quatre-Saisons blanc \times *Chili velu*.

donna 4 hybrides, dont l'un fut exactement semblable à la mère sauf que les fruits étaient rouges. Les 3 autres hybrides étaient si complètement du type paternel qu'il était à peu près impossible de les en distinguer. Millardet décrit les fleurs grandes, hermaphrodites, à pollen normal, les ovaires nouant assez facilement et les réceptacles charnus donnant des fruits de *Chiloensis*; leur fertilité toutefois n'était que médiocre.

Les graines de ces trois hybrides ayant fait complet retour au type paternel ont étéensemencées à diverses reprises, en 1889, en 1891, en 1893, soit

après une stricte autofécondation, soit après entrecroisement de deux plantes F_1 , soit après fécondation à l'air libre. Dans le premier cas on n'obtient que très peu de descendants, dans le dernier une abondante récolte de graines et un nombre satisfaisant de plantes adultes; 211 d'entre elles ont été observées; aucune n'a offert de traces de sang du *Fragaria vesca*.

La transmission des caractères paternels était tout aussi complète qu'on aurait pu l'attendre d'un semis de graines du *Chiloensis* pur.

*
* *

Les caractères maternels sont cependant beaucoup plus souvent transmis dans leur intégrité, et Millardet a pu constater ce phénomène dans une série d'essais, résumés rapidement ici pour montrer l'importance du mode d'hérédité unilatérale pour certains groupes de plantes.

Exemple : I. — *Fraisier Belle-Bordelaise* \times *Gaillon rouge*, réalisé en 1883.

La mère appartient au groupe européen *Fragaria elatior* Ehrh., comme le *Black-Hautbois*. Cette forme cultivée ne diffère de l'espèce sauvage que par une vigueur un peu plus grande et surtout par l'hermaphroditisme de ses fleurs, alors que le type est dioïque. Cette qualité qui assure la fécondation régulière se traduit par une abondante fécondité qui en a provoqué la sélection et la propagation dans les jardins.

Le père, *Gaillon rouge*, est une variété de l'espèce commune *Fragaria vesca* L. Elle est à fruits remontants mais dépourvue de stolons; elle se propage par semis et elle est très stable, comme j'ai pu m'en assurer par des cultures répétées pendant quatre générations portant sur des centaines d'individus.

En 1883, Millardet a obtenu de ce croisement 3 hybrides, de vigueur et de fécondité normales, ne présentant aucun caractère paternel.

Exemple II. — *Black-Hautbois* \times *Docteur-Nicaise*.

La mère est connue (*Fragaria elatior* hermaphrodite). Le père est un hybride hermaphrodite bien fixé et commun dans les cultures ; il dérive du croisement des Fraisiers américains *Fragaria Chiloensis* et *Fr. Virginiana*.

Les 8 hybrides élevés par Millardet à partir de 1884 répétaient exactement tous les traits du *Black-Hautbois*. En deuxième génération, 19 plantes, élevées jusqu'à leur complet développement, n'ont pas varié et en aucun cas, il n'a été trouvé de traces de l'influence du *Docteur-Nicaise*.

Des résultats identiques ont été obtenus avec :
8 hybrides de *Black-Hautbois* \times *Chili velu* réalisés en 1884.

3 hybrides de *Black-Hautbois* \times *Docteur-Nicaise* réalisés en 1886.

9 hybrides du *Fragaria elatior* sauvage fécondé en 1888 par le Fraisier *Ananas*, une des plus anciennes formes de Fraisier américain tout à fait stable depuis plus d'un siècle.

La persistance du type *Fragaria elatior* Ehrh. sauvage et de ses formes cultivées paraît être la règle. Cependant les semis de graines récoltées sur les hybrides n'ont pas toujours donné exclusivement les caractères de la mère.

Sur plus de 150 hybrides de deuxième génération, Millardet découvrit une seule plante provenant d'un croisement *Black-Hautbois* \times *Gaillon rouge* réalisé en 1884 et présentant des caractères particuliers. En décrivant cette exception à la règle, Millardet fait remarquer que le fruit de l'hybride F_1 , d'où provient la graine, avait fleuri sous gaze à l'abri des insectes ;

il en obtint deux plantes chétives dont une périclit sans fleurir, l'autre prit tous les caractères du *Fragaria vesca* L. à fruits rouges sans stolons, répondant, à la vigueur près, au *Gaillon rouge* paternel, sans aucun des caractères de l'individu F_1 qui portait bien tous les caractères du *Black-Hautbois* avec un fruit légèrement plus long.

Cet exemple de retour spontané d'un hybride de Fraisier au type d'un des générateurs, latent à la première génération, est le seul que Millardet ait pu observer dans la longue série de ses essais prolongés pendant plus de dix années (1883-1884).

Il fournit un curieux exemple d'alternance qu'il faut bien se garder de confondre avec l'Hérédité mendélienne, car il est exceptionnel et sans aucune ségrégation des caractères des parents sur l'hybride premier. D'ailleurs, les autres espèces de *Fraisier* paraissent sujettes, à un moindre degré il est vrai, à cette *transmission unilatérale* des caractères de l'un des parents aux hybrides dérivés.

Millardet mit ce fait en évidence dans des croisements où le *Fragaria vesca* L., commun à l'état sauvage, a été pris comme mère.

Exemple III. — Millardet réalisa le croisement *Fragaria vesca* type \times *Fr. elatior* type dont il obtint cinq plantes hybrides très vigoureuses et fructifères, qui sont des *Fr. vesca* types à fruits rouges.

25 descendants de deuxième génération conservées parmi beaucoup d'autres plantules identiques n'ont pas varié; elles fleurirent et fructifièrent toute la belle saison avec une vigueur remarquable.

Exemple IV. — En 1888, le croisement *Fragaria vesca* des Alpes \times *Fr. elatior* type a fourni trois

hybrides très vigoureux et fertiles qui sont des *vesca* purs, dont l'un à fruits blancs. Les 44 descendants de deuxième génération, élevés en 1893, présentaient tous les caractères végétatifs des *vesca* purs, mais n'avaient encore pas fleuri ni fructifié quand Millardet publia ses expériences ¹.

Deux autres croisements réalisés en 1891,

Fragaria vesca \times *Fr. Virginiana*

Fragaria vesca \times *Fr. Californica*

donnèrent le premier un seul hybride, le second six hybrides, ne montrant aucun caractère étranger au type maternel.

En résumé, il résulte de la série des essais de Millardet que 76 hybrides de première génération provenant de 14 hybridations distinctes ont reproduit strictement en première génération tous les caractères maternels.

Sur 224 plantes issues des hybrides précédents, les semis ont toujours reproduit exactement les caractères maternels, sauf une fois où le type paternel est réapparu dans toute sa pureté.

D'après Millardet, la fréquence de l'hybridation sans croisement, dans le groupe des *Fragaria* d'Europe, est telle qu'on peut la considérer comme la règle pour ce groupe de plantes.

Sans doute, dans ces épreuves qui ont porté sur des milliers de plantules, un certain nombre n'a pas fleuri; il y a eu aussi de légères variations de port, de teinte et de pilosité des feuilles et des stolons; mais ces variations superficielles n'avaient aucune relation avec les attributs du parent évincé; elles n'étaient pas plus marquées que celles qu'on constate couramment dans les semis de graines récoltées sur des individus sauvages, isolés et autofécondés.

1. J'ai essayé en vain de retrouver une partie du matériel vivant utilisé par Millardet. Il n'y en a plus de traces au Laboratoire de Bordeaux où ces expériences ont été poursuivies.

A côté des espèces nombreuses de Fraisiers qui présentent l'hérédité unilatérale, il s'en trouve quelques autres donnant avec facilité de vrais hybrides; telles sont les combinaisons

Fragaria grayana \times *Fr. Virginiana*
et surtout

Fragaria Virginiana \times *Fr. Chiloensis*
d'où dérivent presque toutes les variétés de Fraisiers à gros fruits cultivés en Europe et aux Etats-Unis.

Par contre d'autres essais de fécondations croisées ont constamment échoué dans les cultures de Millardet, tels que :

<i>Fragaria vesca</i> (Gaillon rouge)	\times	<i>Docteur-Nicaise</i> ,
—	—	\times <i>Chili velu</i> ,
—	—	\times <i>Globe</i> ,

<i>Fragaria vesca</i> type	\times	<i>Fr. Chiloensis</i> ,
—	\times	<i>Fraisier Ananas</i> .

De même, les fécondations avec le pollen du *Fragaria vesca* type des espèces types de *Fragaria Virginiana*, *Fr. Chiloensis* et de l'Ananas n'ont eu aucun succès.

Ces espèces rentrent donc dans les divergences de spéciété de premier degré au sens de Naudin. Nous verrons plus loin que les phénomènes d'hérédité unilatérale affectent presque toujours les croisements dont la réussite est incertaine ou tout au moins très délicate.

* *

Les expériences de Millardet ont été reprises et confirmées dix années plus tard par le comte de Solms-Laubach, professeur à l'Université de Strasbourg. On trouve un exposé assez bref de ces recherches dans une très belle Monographie des Fraisiers publiée en 1907¹ où les affinités de toutes les

1. Ueber unsere Erdbeeren und ihre Geschichte, *Botanische Zeitung*, Strasbourg, avril 1907.

formes sauvages et culturelles actuellement connues sont mises en évidence. Cette confirmation est d'autant plus importante que les relations de Millardet et du comte de Solms-Laubach devaient être assez suivies pour qu'il y ait eu échange de vues à ce sujet. Pour ma part, j'attribue une grande importance aux qualités génétiques des formes utilisées, étant convaincu que les caractères extérieurs habituellement utilisés pour la classification des plantes horticoles qui n'ont pas été élevées en lignées pures sont insuffisants pour mettre en évidence les qualités héréditaires propres à l'ensemble des individus renfermés par les systématiciens dans ces diagnoses. Il serait très utile de comparer les matériaux d'étude utilisés dans les deux séries d'expériences.

Solms-Laubach fait remarquer que toutes les hybridations de Fraisiers ont été réalisées avec l'idée préconçue que les produits hybrides seraient, comme chez la plupart des autres végétaux, intermédiaires entre les parents. « Millardet, ajoute-t-il, en croisant des formes horticoles, a mis en évidence une sorte particulière d'*hybrides* dits *sans croisement*, parce que tous les produits et leurs enfants ont donné exactement les caractères du père, lorsque ce père était un Fraisier d'origine européenne. »

Solms-Laubach croit pouvoir confirmer cette règle même pour les croisements réalisés à partir des plantes sauvages. En 1902, il fit une plantation en série d'un lot de *Fragaria Virginiana* à fleurs exclusivement femelles, incapables de nouer leurs fruits lorsque le lot était isolé. Il obtint des fruits en apportant du pollen de *Fragaria elatior*, type commun en Europe ; les graines récoltées sur ces fruits étaient en partie capables de germer.

Semées en 1904, elles fournirent 37 pieds qui fleurirent dès l'année suivante en donnant des

plantes à sexes séparés, comme le type sauvage; toutes furent identiques au *Fragaria elatior* utilisé pour la pollinisation.

Cette année 1904 était une année à Fraises; les plants de *Virginiana* laissés en serre à l'écart de toute plante du même genre ne donnèrent cependant aucun fruit, ce qui prouve bien que le pollen du *Fr. elatior* était indispensable pour obtenir le gonflement des réceptacles. Il n'y a donc rien ici qui rappelle le développement apogamique de fruits et Solms n'attribue pas à la parthénogénèse la fréquente production de descendants à caractères exclusivement maternels. Cette remarque est contraire à l'interprétation donnée par Giard aux résultats obtenus par Millardet.

Des plants femelles multipliés par marcottes provenant du même lot de *Fragaria Virginiana* furent plantés en plein air, en laissant librement s'exercer la fécondation croisée soit par le vent, soit par l'intervention des Insectes et des Limaces. Ils donnèrent des fruits en assez grande abondance, chacun portant quelques akènes pleins et capables de germer.

Solms-Laubach a continué en 1903 ses expériences en croisant d'autres formes de Fraisiers et, comme Millardet, il a obtenu à plusieurs reprises de vrais hybrides intermédiaires. En 1903, des fruits de *Fragaria Virginiana* du lot dont il est question plus haut furent saupoudrés avec le pollen d'un pied mâle de *Fragaria collina*. Les graines ne furent pas très nombreuses et la plupart des plantes qui en furent élevées étaient peu vigoureuses; 7 pieds seulement paraissaient assez bien développés pour être capables de vivre jusqu'à la floraison. Or ces plantes identiques entre elles étaient nettement des intermédiaires entre les parents; la couleur et la forme des feuilles étaient celles du *Virginiana*, avec un

épiderme inférieur presque nu, mais intermédiaire à ce point de vue entre les parents; les pétioles portant des poils dressés et soyeux et les nervures rappelaient le *collina*. Bref, ces plantes avaient de grandes analogies de port et d'aspect avec la mère, mais un examen attentif y faisait découvrir de nombreux caractères paternels.



Les discussions prolongées, et souvent fort animées en raison de leur importance au point de vue de l'amélioration des races, relatives à l'influence prépondérante de la mère ou du père sur l'hybride et sa descendance sont loin d'avoir apporté une solution précise à cette question. S'il est maintenant établi que, dans les croisements équilibrés et régulièrement féconds (p. 217) réalisés entre les représentants de variétés appartenant à la même espèce, les combinaisons directes et réciproques sont équivalentes et que l'individu paternel imprime ses caractères avec autant de force que l'individu maternel, on ne peut passer sous silence le grand nombre de croisements entre espèces élémentaires, croisements déséquilibrés, où la mère imprime tout particulièrement sa vigueur, son port et son mode propre de croissance, tandis que l'influence paternelle paraît l'emporter pour la fécondité et pour les caractères relatifs à la préparation et à la maturation des organes sexuels; autrement dit, la vigueur végétative de la mère aurait un retentissement immédiat sur la vigueur des embryons hybrides.

Dans une revision très complète des cas typiques de l'hybridation des végétaux publiée en 1849, Gaertner ¹ affirme un peu légèrement qu'il n'existe

1. Versuche und Beobachtungen ueber die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart, p. 257.

aucun cas où le type d'une des espèces composantes d'un hybride ait passé intégralement dans ce dernier; car dans le même ouvrage, il signale des exemples où tous les caractères sauf un seul sont transmis au descendant hybride et l'on est en droit de se demander si l'absence d'exemples de transmission unilatérale des caractères ne résulte pas du fait que l'on classait seulement parmi les hybrides les individus mixtes. Avant 1850, on faisait rarement des cultures expérimentales pour suivre les descendance isolées et le plus souvent on attribuait à un mélange accidentel de graines, ou à une fécondation propre résultant d'une pollinisation incorrecte, tous les exemples d'hérédité unilatérale qui devaient se produire alors comme de nos jours; les moyens techniques mis en œuvre pour les déceler étaient moins parfaits.

C'est d'ailleurs ce qui résulte de l'interprétation donnée par Gaertner lui-même à l'exemple suivant qui est célèbre. Les ovaires d'une Caryophyllée des prairies marécageuses, à fleurs roses divisées en lanières, la Lychnide à fleur de Coucou (*Lychnis Flos-Cuculi*) furent recouverts par le pollen d'une autre Caryophyllée *Cucubalus Behen*, très différente, à fleurs vertes, dont le fruit reste longtemps charnu au lieu de se dessécher comme celui des Lychnides. Bien que les parents soient classés dans des genres très divergents, il y eut des graines fécondes qui furent semées avec soin. Toutes les plantules, sauf une, ressemblaient, par tous leurs détails d'organisation à *Lychnis Flos Cuculi*; il s'est trouvé un individu qui ne différait en rien, par la croissance ni par la forme des fleurs, de la mère, dont les feuilles avaient la nervation spéciale et la couleur glauque des feuilles radicales du *Cucubalus Behen*.

A maturité, on put constater la fertilité très grande de cet individu anormal; pour cette raison

Gaertner ne crut pas devoir attribuer à une hybridation le changement constaté; il considéra plutôt la nouvelle forme comme une variation du *Lychnis Flos Cuculi* due à l'influence du sol et à la culture en pot, sans soulever d'ailleurs l'objection évidente qu'il n'y avait pas de raison d'obtenir d'un même semis de graines prélevées sur une même plante des plantules différentes. Toutes auraient dû réagir de la même façon aux conditions spéciales de l'élevage.

Malheureusement Gaertner ne dit rien sur les générations ultérieures de cette plante dont la descendance n'a sans doute pas été suivie. Il insiste seulement sur le fait que de nombreux essais de croisements et de culture pour reproduire la forme anormale de Lychnide n'ont pas réussi.

Jusqu'en 1894, tous les naturalistes et éleveurs qui se sont occupés d'hybridation ont admis sans discussion la règle donnée par Gaertner, ce qui confirme la rareté du phénomène. Millardet remit le problème en question en exposant à cette date les curieux phénomènes observés par lui sur la descendance d'hybrides de Fraisiers et de Vignes et depuis divers auteurs ont signalé des cas analogues, quoique moins bien étudiés.

*
* *

Millardet s'est consacré, durant vingt années de sa carrière scientifique, à l'étude des hybrides de la Vigne en vue de former des plantes résistant aux diverses maladies et en particulier au *Phylloxera*. Dans le matériel accumulé pour cet objet, il a rencontré quelques exemples analogues à ceux des Fraisiers; il les a signalés dans diverses revisions de ses expériences mais il ne les a pas décrits avec soin; il n'a pas donné de détails sur leur obtention et ne paraît pas y avoir attaché une sérieuse importance. Il paraît impossible de les retrouver.

Plus récemment un botaniste suédois, M. B. Lidforss, a insisté sur la fréquence des phénomènes analogues rencontrés dans ses études expérimentales sur l'hérédité des Ronces.

Les formes de *Rubus* sont tellement nombreuses qu'on n'hésite pas à les regarder comme des hybrides mixtes très polymorphes de quelques bonnes espèces à large aire d'extension. Toutefois, il est difficile de démêler, dans le chaos des formes décrites, celles qui doivent être considérées comme types de celles qui sont des dérivées. Ici aussi le problème se complique d'une tendance marquée au développement parthénogénétique des fruits, sans qu'on ait d'ailleurs donné des preuves convaincantes de la généralité ni même de la fréquence du phénomène.

Quoi qu'il en soit, Lidforss, au cours d'une description des formes scandinaves qui lui étaient familières, a signalé les faits suivants qui s'accordent avec les études de Millardet sur les Fraisiers.

Le pollen de la Ronce commune à gros fruits bleuâtres, espèce peu fertile qui se développe volontiers le long des cours d'eau (*Rubus cæsius* L.), a provoqué le développement de nombreux fruits des espèces très divergentes *Rubus villicaulis*, *R. infestus*, *R. insularis*, *R. polyanthemus* et un bon nombre des baies récoltées paraissaient aussi bien développées que si la fécondation avait eu lieu en pleine liberté.

Le semis des graines desséchées avec soin donne lieu à trois résultats divergents. Tantôt, les graines ne germent pas et il semble que les fruits correspondants soient le résultat d'une excitation ou fausse fécondation ayant provoqué simplement le développement des tissus des ovaires; des phénomènes de cet ordre sont bien connus sous le nom de parthénocarpie. Tantôt les plantes élevées à partir des graines fertiles sont absolument stériles, cas qui n'est pas rare dans les hybridations d'espèces très

divergentes et qui s'est manifesté aussi dans des croisements réalisés par Millardet entre diverses espèces de Fraisiers. Enfin, dans un assez grand nombre de cas, les plantes et leurs descendants ont offert tous les caractères maternels et l'influence du *Rubus cæsius*, au port si caractéristique et à fruits colorés d'une façon intense n'a pu être décelée.

En 1903, M. Grille¹ fit connaître des résultats analogues obtenus dans ses essais de croisement de Vigne du type Chasselas et de la Vigne vierge. Ces plantes sont classées dans les deux genres botaniques *Vitis* et *Ampelopsis* et tout le monde a présentes à l'esprit les nombreuses différences qui les distinguent.

Cette hybridation avait été tentée en vain par de nombreux chercheurs, dont Millardet, et les avantages qu'on espérait obtenir d'un individu mixte, supportant un climat beaucoup plus froid, résistant à presque toutes les maladies, ayant une croissance si vigoureuse qu'en quelques années des surfaces considérables de murs auraient pu être couvertes, s'accrochant par des vrilles crampons et n'exigeant pas la taille annuelle, ces avantages, dis-je, étaient capables de tenter l'initiative des sélectionneurs et de provoquer de patientes épreuves de croisement.

M. Grille prétend avoir obtenu des fécondations du Chasselas par le pollen de la Vigne vierge en 1900. Les semis faits en 1901 donnèrent 50 plantes en tout semblables aux Vignes françaises ayant servi de mère; il n'y avait aucune trace de l'intervention paternelle, donc il observa une fausse hybridation. Les essais, repris en 1901 et en 1902, n'ont plus donné d'aussi bons résultats en quantité; six plantes en

1. Sur un hybride vrai de Chasselas et de Vigne vierge, *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, t. CXXXVII, p. 1300.

tout furent obtenues dont 5 constituant de faux hybrides à caractères maternels et 1 constituant un véritable hybride intermédiaire; la croissance extrêmement lente de cette plantule hybride fit croire qu'elle ne pourrait passer l'hiver. L'auteur n'a pas, à ma connaissance, signalé ce qu'elle est devenue. « Elle portait, dit-il, au-dessus des cotylédons, quatre petites feuilles linéaires, puis deux feuilles arrondies et une feuille lancéolée parfaitement régulière. » Leur forme se rapprochait dans l'ensemble de celle des feuilles de la Vigne, mais à l'aspect spécial et à la teinte, on ne pouvait les confondre avec celles des parents. Il aurait été très intéressant de faire l'étude anatomique de cette plantule, mais j'ignore si elle a été conservée.

J'insiste sur la persistance du type maternel dans la majorité des plantules vigoureuses, ayant conservé un équilibre spécifique capable de croissance; tous les éléments paternels, s'ils ont été présents à un stade quelconque après la fécondation de l'ovule, ont disparu.

On pourrait reprendre avec la même préoccupation les croisements de diverses plantes ornementales signalées comme offrant les mêmes particularités, tels que celui de Broméliacées, cité par Focke (1881):

Bromelia vittata \times *Br. pallescens*,
dont les graines reproduisirent le *Bromelia vittata*; ceux du *Lilium superbum* qui, d'après Parkmann donnèrent avec le pollen de huit autres espèces de Lis des plantes identiques à la mère; celui des Nénuphars, *Nymphaea capensis* \times *N. cœrulea* qui se serait comporté de même.

La répétition de ces expériences difficiles donnerait une grande force aux conclusions théoriques que l'on peut dégager des expériences de Millardet et de Solms-Laubach.

*
* *

Les hybrides avec hérédité paternelle obtenus par Millardet ont été interprétés par A. Giard ¹ comme des exemples typiques d'une parthénogénèse particulière, en ce sens que c'est le noyau sexuel mâle qui paraît se développer seul, comme un parasite, dans l'ovule qui lui fournirait seulement l'aliment nécessaire à sa croissance. Les arguments fournis par Giard touchent d'assez près le sujet général de l'hérédité pour qu'il en soit fait ici mention avec quelque détail.

Giard commence par rappeler l'opinion de Claude Bernard (1874) sur la fécondation, qui ne serait en réalité « qu'une impulsion nutritive donnée à l'élément, à la cellule organisée d'où procède l'être nouveau ». Depuis, on admet que cette impulsion nutritive comprend l'union de deux noyaux et même l'addition pure et simple des chromosomes des noyaux sexuels. Or, Giard prétend, et les faits qu'il groupe établissent, que cette addition de noyaux n'est pas strictement indispensable à la croissance, ni même à la multiplication des êtres pluricellulaires et à plus forte raison à la multiplication des êtres monocellulaires.

Pour ces derniers, Calkins a bien établi qu'une nutrition particulièrement choisie supplée, chez les Paramécies par exemple, au rajeunissement cellulaire qui résulte de la copulation des noyaux. L'adelphophagie additive des éléments sexuels des Végétaux supérieurs supplée aussi dans beaucoup de cas à la fécondation proprement dite; on en trouve de bonnes preuves dans le cas du développement apogamique des embryons d'Alchimilles hybrides.

1. Parthénogénèse de la Macrogamète et de la Microgamète dans les organismes pluricellulaires. *Cinquantenaire de la Soc. de Biologie*, 1900, p. 654.

Comme chez les Végétaux supérieurs la parthénogénèse de l'ovule des Animaux est assez fréquente. Giard en donne quelques exemples en faisant remarquer que c'est d'ordinaire l'élément femelle seul qui est capable de se développer sans excitation préalable par l'élément compensateur. « La parthénogénèse s'observe presque exclusivement chez la gamète femelle, lorsque celle-ci se trouve placée dans des conditions favorables qui lui assurent la puissance évolutive sans le concours de l'élément mâle. Pour les êtres monocellulaires, la chaleur et la bonne nourriture sont les conditions indispensables; elles suffisent aussi chez les Pucerons, comme Bonnet l'a démontré; à la mauvaise saison seulement, ces animaux donnent des femelles incapables de pondre des œufs parthénogénétiques; il lui faut alors l'intervention du mâle. C'est la nourriture spéciale aussi qui fait aboutir les femelles des Abeilles soit à la reine progénitrice, soit à des ouvrières incapables de pondre; on sait qu'en cas de mort de la reine, les changements de nourriture font évoluer les ouvrières destinées à la stérilité en femelles fécondes. »

La règle d'après laquelle la production illimitée de descendants parthénogénétiques dépend exclusivement de la nourriture mise à la disposition des ascendants serait aussi valable pour les cellules mâles. C'est en cette affirmation qu'il faut surtout reconnaître l'originalité de l'esprit généralisateur de Giard.

« Au point de vue physiologique comme au point de vue morphologique, dit-il, les deux gamètes ont potentiellement la même valeur et, malgré la différenciation extrême réalisée dans l'hétérogamie des organisations supérieures, la gamète mâle des Méta-zoaires et des Métaphytes est susceptible, dans certains cas déterminés, d'un développement parthénogénétique complet. »

Chez les Sporozoaires, Siedlezcki en 1899 a constaté la division des cellules mères des spermatozoïdes selon le cas, en deux cellules capables d'évoluer comme des éléments parthénogénétiques, ou en quatre cellules virgulaires ne pouvant jouer qu'un rôle de spermatozoïde. Dans le premier cas, la destruction de la matière nutritive contenue dans la cellule mère serait arrêtée assez tôt pour permettre la croissance, complètement impossible dans le second cas où le métabolisme est plus actif.

D'après Dangeard (1898)¹, on peut aussi parler d'une sorte de *parthénogénèse* dans les cas où l'on réussit à provoquer la division d'une gamète femelle dépourvue de noyau au moyen d'un spermatozoïde, comme l'ont réalisé Hertwig dès 1887 et Boveri de 1889 à 1895. En secouant fortement des œufs vierges enlevés dans les ovaires d'Oursins à point, ils obtinrent un certain pourcentage d'œufs énucléés qui dégénérèrent très rapidement par métabolisme spontané. La pénétration d'un spermatozoïde dans un de ces ovules y détermine la segmentation et il en résulte un embryon ne différant que par la taille de l'embryon obtenu dans la fécondation normale. Delage (1898) a obtenu des résultats analogues chez un Annelide et chez un Mollusque.

Ainsi, il n'est pas utopique de parler de la propagation nucléaire d'une espèce par la seule intervention des éléments sexuels mâles. « On comprend très bien, dit Giard, qu'en donnant à la microgamète une quantité de cytoplasme approprié (emprunté par exemple à l'œuf mûr de l'espèce considérée) on rend à cette microgamète la possibilité d'un développement parthénogénétique ultérieur ».

1. Dangeard, P. A. *Théorie de la Sexualité, Le Botaniste*, 1898, p. 189.

Les exemples d'hérédité unilatérale paternelle observés chez les Animaux vérifient cette assertion.

L'expérience réalisée sur les Oursins par Boveri (1889), consistant à faire pénétrer un spermatozoïde d'*Echinus microtuberculatus* dans les fragments d'œufs énucléés de *Sphærechinus granularis*, a pu être suivie jusqu'au développement du stade larvaire pluteus, et la larve était bien, aux dimensions près, du type de l'organisme paternel ayant fourni le noyau.

En 1883, Héron-Royer a signalé des faits du même ordre dans ses hybridations entre divers Batraciens anoures du groupe des Crapauds.

Une femelle de *Pelobates fuscus* accouplée avec un mâle de Grenouille (*Rana fusca*) et une femelle du Crapaud ordinaire (*Bufo vulgaris*) accouplée avec un mâle de *Bufo calamita* donnèrent naissance à un grand nombre d'embryons monstrueux ; la plupart périrent à un stade très jeune. Un petit nombre seulement purent être élevés jusqu'à l'état adulte. Tétards et adultes furent identiques dans la première expérience à la Grenouille et dans la seconde au *Bufo calamita*. « Les vrais hybrides, conclut Giard, avaient péri à la suite d'une évolution tératologique due à la trop grande dissemblance des chromosomes juxtaposés. Les faux hybrides seuls avaient donné des produits parthénogénétiques normaux, c'est-à-dire conformes au progéniteur mâle. »

L'hérédité unilatérale, constatée tant chez les Végétaux que chez les Animaux, est donc un cas particulier très remarquable de la transmission des propriétés héréditaires par les éléments chromatiques de l'un ou de l'autre des éléments sexuels. Elle nous renseigne sur le processus de l'hérédité en général et chez les hybrides proprement dits.

En raison de la dissemblance marquée des caractères des parents associés, parents qui sont toujours de *spécificité* divergente, l'équilibre rétabli dans les fécondations légitimes par l'introduction des chromosomes mâles dans l'ovule femelle ne se produit pas dans les hybrides, parce que les matériaux associés par la fécondation illégitime sont hétérogènes.

On rencontre alors plusieurs cas qui ont été étudiés au cours des chapitres précédents :

1° La juxtaposition des chromosomes ¹ reconstruit un édifice nouveau où chaque élément trouve sa place. On obtient les cas typiques d'*hérédité mixte*, où la forme équilibrée nouvelle est capable de se perpétuer indéfiniment comme une bonne espèce. Je rappelle le cas de l'*Ægilops triticoïdes*, première génération à demi fertile, instable, qui se précise dans les générations suivantes en acquérant une fécondité régulière et normale avec perpétuation continue des caractères, au point que Jordan en fait l'espèce élémentaire *Ægilops Speltæformis*. Tout se passe comme si l'assemblage de première génération s'était épuré d'éléments disparates et inutiles à la propagation indéfinie, gagnant en homogénéité et en stabilité au fur et à mesure de la succession des crises sexuelles qui sont de véritables périodes de dissociation et de recombinaison, au sens donné en chimie à ces mots ;

2° La juxtaposition des chromosomes donne un édifice nouveau qui s'écroule à l'époque de la formation des éléments sexuels. On obtient ainsi les nombreux hybrides stériles propagés par boutures ou par greffes, si répandus dans les pépinières, dont le Mulet est le prototype chez les Animaux supérieurs. Les rares cas de fécondité des Mules indiquent que la destruction de l'édifice nucléaire

1. Qui peut être aussi la juxtaposition de pangènes dans un ou plusieurs chromosomes.

n'est pas inéluctable et des efforts persévérants avec des épreuves en nombre presque illimité donneraient sans doute des lignées à fécondité plus marquée. Dans cette voie, malgré les difficultés, il y a de nombreux progrès à réaliser.

3° Dans quelques cas, la charpente nucléaire est exclusivement empruntée à la mère et cela dès la fusion des éléments qui constituent l'hybride premier. Tout se passe comme si l'élément mâle était digéré comme un aliment de choix par l'ovule affamé. C'est le cas de l'hérédité unilatérale avec transmission intégrale des caractères et des propriétés maternelles ; tout au plus y constate-t-on, comme sur certains Fraisiers obtenus par Millardet, un excès de vigueur végétative et une réduction, sensible seulement à la première génération, de la floraison et de la production des graines.

Le cas inverse du développement, parasite en quelque sorte, de l'élément mâle aux dépens de l'ovule femelle est fourni par les cas d'hérédité unilatérale avec transmission des caractères paternels. Il est très suggestif que dans les croisements des Fraisiers d'Europe avec les Fraisiers d'Amérique, les hybrides obtenus en Europe, portant les caractères de Fraisiers d'Europe, l'emportent sur leurs congénères du Nouveau Monde. L'expérience n'a pas été réalisée à ma connaissance en Amérique et elle mériterait de l'être, car la réussite inverse indiquerait que le climat et les facteurs accessoires de la nutrition peuvent modifier sensiblement les résultats des croisements.

N'est-ce pas aussi parce que les œufs vierges de Batraciens sont énormes, et chargés de matériaux nutritifs abondants qui atténuent l'activité des chromosomes femelles, que dans les expériences de Héron-Royer l'élément mâle ou spermatozoïde grêle, actif et affamé, l'emporte dans la descendance ?

CHAPITRE VI

La pérennité et l'hétérogénéité des tissus des hybrides.

Hybrides stériles de Digitales; propagation indéfinie par marcottes, boutures ou greffes des hybrides stériles. — Mélange intime des tissus des parents dans les hybrides. — Mosaïque des éléments sexuels d'après Naudin.

Structure anatomique des hybrides. — Recherches de Mac Farlane. — Répartition des chromosomes du *Drosera intermedia* d'après Rosenberg, dans les hybrides d'*Hieracium* d'après Ostenfeld. — Applications à la recherche de la généalogie des Blés cultivés.

Théorie de la coalescence des plasmas de M. A. Gautier.

La généralité et l'importance des règles de l'*Hérédité mixte*, complétées par l'*Hérédité en mosaïque* qui n'en est qu'un corollaire valable dans quelques cas particuliers, paraissent avoir été méconnues de la plupart des Génétistes modernes. Entraînés par le succès remarquable, mais souvent artificiel, des interprétations mendéliennes données depuis 1900 aux croisements les plus divers, ils se sont efforcés de retrouver le mode de *substitution* des caractères, qui est l'essence même de l'Hérédité alternante, dans tous les hybrides réalisables. Ils ont systématiquement négligé toutes les découvertes antérieures et divergentes, s'imposant, selon la remarque très spirituelle d'Yves Delage¹, les œillières du Mendé-

1. Discours au Banquet de Clôture de la 4^e Conférence internationale de Génétique, Paris, 1911.

lisme pour explorer le domaine infiniment plus vaste de la Génétique, qui renferme l'ensemble des lois de la propagation et de la métamorphose des êtres vivants.

L'objet de ce chapitre, conclusion logique des leçons faites sur l'Hérédité mixte et sur l'Hérédité en mosaïque, est de montrer sur les hybrides l'intime mélange des éléments différentiels des parents. Au point de vue expérimental, je crois avoir établi la création par le croisement de formes intermédiaires indéfiniment fécondes et stables (page 101). Je désire exposer les particularités physiologiques et anatomiques des individus mixtes stériles, propagés par des pseudo-graines ou plus simplement encore par des boutures ou par greffes.

La stérilité fréquente des hybrides est un fait universellement connu et le terme *mulet*, adopté par certains auteurs pour définir cet état dans le règne animal, trouve chez les Végétaux de multiples applications. Il n'entre pas dans le cadre de cet ouvrage de donner une liste, qui serait forcément incomplète, des nombreux croisements réalisés spontanément ou volontairement qui ont donné des produits vigoureux, mais stériles. Il suffit de constater avec Naudin la fréquence de cette anomalie de développement, lorsque les formes croisées appartiennent à des espèces relativement éloignées. Elles rentrent, d'après la nomenclature de cet auteur, dans la spécificité du deuxième degré.

Les cas les mieux connus concernent les plantes ornementales, telles que les Tabacs, les OEillets, les Digitales, dont on fait des boutures, ou qu'on propage par greffes. J'ai réalisé au Laboratoire de Physique végétale de Meudon (S.-et-O.) et possède actuellement de très belles plates-bandes des croisements

Digitalis purpurea \times *Digitalis lutea*

et du croisement réciproque, qui, depuis 1909, époque du premier semis, n'ont présenté aucune tendance, en aucune année, à donner des graines fécondes. Le pollen est stérile et ne peut féconder les ovaires des parents ; il est d'ailleurs peu abondant et formé de grains petits, pour la plupart avortés ou recroquevillés. Les ovules ne se développent en aucun cas, soit lorsque la fécondation à l'air libre est facilitée par le semis dans le voisinage de plates-bandes de *Digitales* ordinaires, soit même lorsqu'on prend soin d'apporter un pollen frais et abondant des *Digitales* parentes, tous les jours de la longue période de la floraison.

Car l'hybride en question possède la qualité de fleurir pendant des semaines entières et de donner encore des hampes largement épanouies, alors que les parents ont déjà des grappes desséchées avec des fruits secs et ouverts, dont les graines sont tombées. Cette longue durée de la floraison est certainement une qualité nouvelle pour l'hybride et elle est corrélative de la stérilité. On réussit à maintenir les espèces parentes dans un état de demi-maturité en enlevant les étamines dans les jeunes boutons ; cette castration peut faire gagner dix ou douze jours au plus de floraison ; l'avortement naturel chez l'hybride, est corrélatif d'une puissance de développement végétatif remarquable ; la floraison se prolonge pendant des semaines.

Mais cet avantage n'est pas le seul intéressant pour les horticulteurs. Les plants stériles de *Digitalis purpureo-lutea* et les hybrides réciproques, qui sont aussi communs, ont gagné en durée ce qui paraît leur manquer au point de vue de la reproduction. Réalisés en 1909, ces hybrides ont vécu sans soins particuliers, sans aucun repiquage ni fragmentation de motte jusqu'en 1918 et paraissent aussi vigoureux que dans leurs premières années

d'existence. Les parents *Digitalis purpurea* et *D. lutea* sont au contraire bi-annuels, parfois annuels après des semis d'automne, et plus rarement tri-annuels lorsqu'on ralentit le développement des hampes florales et qu'on provoque l'épanouissement de fortes rosettes par des repiquages répétés et une fumure copieuse. Ainsi, la stérilité entraîne corrélativement l'excès de croissance végétative et la pérennité des plantes hybrides.

Cette propriété est générale pour les hybrides stériles et il serait facile d'en réunir de multiples exemples. Celui du Cytise d'Adam, cité plus haut, qui remonte à plus d'un siècle est caractéristique. On ne possédait qu'une seule plante à l'origine et par des greffes convenables, on a réussi à propager cet individu par dizaines de milliers d'arbustes dont on rajeunit les pousses par des opérations appropriées. De même, l'hybride des Digitales de mes cultures forme en quatre ou cinq années des touffes épaisses, qu'il est facile de fragmenter et de répandre pour orner de nouvelles planches. Cette opération réussit sans aucune précaution spéciale avec l'hybride; elle peut se réaliser certainement avec les parents, mais avec des soins multiples, et je doute fort qu'on puisse, avec le *Digitalis purpurea*, dépasser sans nécroses, plus de quatre à cinq années, comme on sait le faire d'ailleurs pour certaines variétés de Tabacs ornementaux.

« Une plante hybride, dit Naudin, est un individu où se trouvent réunies deux essences différentes, ayant chacune leur mode de végétation et leur finalité particulière, qui se contrarient mutuellement et sont sans cesse en lutte pour se dégager l'une de l'autre. Ces deux essences sont-elles intimement fondues? Se pénètrent-elles réciproquement au point que chaque parcelle de la plante

hybride, si petite, si divisée qu'on la suppose, les contienne également toutes deux ? Il se peut qu'il en soit ainsi dans l'embryon et peut-être dans les premières phases du développement de l'hybride ; mais il me paraît bien plus probable que ce dernier, au moins à l'état adulte, est une agrégation de parcelles, homogènes et unispécifiques, prises séparément, mais réparties également ou intégralement entre les deux espèces et s'entre-mêlant en proportions diverses dans les organes de la plante.

« *L'hybride*, dans cette hypothèse, *serait une mosaïque vivante*, dont l'œil ne discerne pas les éléments discordants tant qu'ils restent entre-mêlés ; mais si, par suite de leurs affinités, les éléments de la même espèce se rapprochent, s'agglomèrent en masse un peu considérable il pourra en résulter des parties discernables à l'œil, quelquefois des organes entiers, ainsi que nous le voyons dans le *Cytisus Adami*, les Orangers et Citronniers hybrides du groupe des bizarreries, le *Datura Stramoniolevis*, etc. »

Il semble aussi que la tendance des espèces à se séparer, ou si l'on veut à se localiser sur les parties différentes de l'hybride, s'accroît avec l'âge de la plante et qu'elle se prononce de plus en plus au fur et à mesure que l'on se rapproche de la production du pollen et des ovules. C'est aux sommités organiques, au voisinage des organes de la reproduction que ces disjonctions deviennent manifestes.

« Ces faits autorisent à penser, dit Naudin, que le pollen et les ovules, que le pollen surtout qui est le terme extrême de la floraison mâle, sont précisément les parties de la plante où la disjonction spécifique se fait avec le plus d'énergie ; et ce qui ajoute un degré de plus à la probabilité de cette hypothèse, c'est que ce sont des organes très élaborés et très petits, double raison pour rendre plus parfaite la localisation des deux essences. »

Cette hypothèse admise, Naudin montre combien il est facile d'expliquer les changements qui se produisent dans la descendance des hybrides (p. 120).

Il reprend l'exemple de la Linaire hybride de première génération et suppose que la disjonction se soit produite à la fois dans l'anthère et dans l'ovaire, qu'il s'y forme des grains de pollen appartenant totalement à l'espèce du père (Pp), d'autres totalement à l'espèce de la mère (Mp); que les ovules soient au même degré disjoints dans le sens du père (Po) et dans le sens de la mère (Mo).

Qu'arrivera-t-il lorsque les tubes polliniques descendront dans l'ovaire et iront chercher les ovules pour les féconder? Si le tube d'un grain de pollen revenu à l'espèce du père (Pp) rencontre un ovule disjoint dans le même sens (Po), il se produira une *fécondation parfaitement légitime* Pop , dont le résultat sera une plante retournée à l'espèce paternelle.

La même combinaison s'effectuant entre un grain de pollen (Mp) et un ovule (Mo) disjoints tous deux dans le sens de la mère de l'hybride, le produit rentrera de même dans l'espèce de cette dernière (Mop).

Si, au contraire, la combinaison s'effectue entre un ovule (Mo) et un grain de pollen (Pp), disjoints en sens contraire l'un de l'autre, il s'opérera une véritable fécondation croisée ($Mo Pp$) comme celle qui a donné naissance à l'hybride.

L'ensemble de ces hypothèses correspond exactement à celles que Mendel a publiées deux ans plus tard après ses études sur les *Pisum*.

Naudin, opérant sur un matériel beaucoup plus varié que Mendel, constate qu'il n'y a pas de raisons décisives pour que tous les grains de pollen et tous les ovules soient disjoints à chaque génération, ni même que cette disjonction se produise immédia-

tement. Il donne, au contraire, des exemples de gradation dans la rapidité du retour des descendants des hybrides à leurs parents.

Il admet qu'il existe des grains de pollen et des ovules où la disjonction est nulle ou à peine commencée. La fécondation d'un ovule non disjoint par un grain de pollen disjoint dans un sens ou dans l'autre donnera un hybride quarteron, et « *comme les disjonctions, tant dans le pollen que dans les ovules, peuvent se faire à tous les degrés*, il résultera, des combinaisons qui pourront avoir lieu et que le hasard seul dirige, cette multitude de formes que nous avons vu se produire dans les Linaires hybrides dès la deuxième génération. »

Il explique par ce processus de l'épuration graduée, mais irrégulière, le fait que dans un lot de 80 plantes issues d'un individu qui paraissait entièrement retourné au *Linaria purpurea*, sont réapparus de nouveaux hybrides intermédiaires et même d'autres individus se rapprochant quelque peu de la Linaire à fleurs jaunes. De même, la descendance des individus rentrés en apparence dans le *Datura levis* conservait jusqu'à la troisième génération des caractères propres aux hybrides, tels que la chute des premières fleurs, la tardivité et même la ségrégation partielle des caractères des fruits. Dans le cas des hybrides de Concombres

Luffa acutangula \times *L. cylindrica*,

il faut arriver à la troisième génération pour trouver un individu sur une quarantaine ayant repris l'aspect extérieur du *Luffa cylindrica*. Les hybrides de certains Tabacs

Nicotiana persica \times *N. Langsdorffii*

paraissent aussi ne se modifier qu'avec lenteur; il faut des dizaines de générations et même davantage pour les ramener aux formes spécifiques.

Il en résulte encore que le dégagement des types

souches n'est pas toujours achevé, même lorsque l'aspect extérieur et la physionomie générale paraissent l'indiquer. Il faut avoir soin de faire des cultures prolongées et isolées des descendance pour s'assurer qu'elles ne conservent pas des traces d'une combinaison spécifique antérieure.



Après Charles Naudin, l'auteur qui a insisté avec une force toute particulière sur le mélange intime des tissus des parents dans l'hybride est J.-M. Macfarlane, de la Société royale d'Edimbourg. On peut à peine retenir l'indication sommaire donnée par Hildebrandt en 1889 à propos de ses observations sur les hybrides d'*Oxalis*, qui confirment seulement les vues de Naudin sans y apporter une démonstration probante.

L'objet du mémoire de Macfarlane, paru en 1892, est précisément la comparaison de la structure fine des plantes hybrides avec celles de leurs parents, en vue d'en tirer des conclusions relatives aux problèmes biologiques que cet examen soulève¹. L'examen a porté sur une série d'hybrides horticoles appartenant à des familles choisies dans toute la série des plantes à fleurs. Les Œillets, les Groseillers, les Saxifrages, les Bruyères, les Rhododendrons, les Orchidées hybrides se comportent tous de même et les caractères anatomiques de leurs tissus tiennent toujours une position intermédiaire entre les caractères anatomiques différenciels des parents.

Par exemple, pour les organes cuticulaires et épidermiques, la distribution des stomates et des poils,

1. A comparison of the minute structure of plant hybrids, with thus of their parents, and its bearing on biological problems. *Transactions of the R. Soc. of Edimburg*, t. XXXVII, 1892, pp. 202-268 et 8 pl.

ainsi que la coloration particulière de chacune de ces parties, se trouvent reproduites sur toute la surface de l'hybride, comme si l'on avait fait un dosage impartial des éléments correspondants de chacun des parents. S'il s'agit de poils ayant la même forme, mais distribués sur les parents de façon différente et en nombres divergents, leur répartition sur l'hybride est une moyenne de la somme des distributions sur les parties correspondantes des parents. Si l'un des parents possède seul des poils, les poils de l'hybride ont une taille inférieure de moitié à celle du progéniteur poilu. Si les poils diffèrent par la forme et par la taille, l'hybride offre des poils des deux sortes mais réduits, pour le nombre et la taille, à environ la moyenne des organes correspondants des parents.

Il en est de même pour les organes spécialisés tels que les nectaires, dont la forme et le développement sur l'hybride sont aussi intermédiaires. Cette règle peut être généralisée et appliquée, dans la plupart des cas, à la forme et au développement comparés des organes appendiculaires, tels que les feuilles et les pétales, les étamines et les carpelles. Souvent les botanistes classificateurs ont appelé hybrides des formes dont ils n'ont pas suivi la naissance; la seule constatation de la rareté de la forme et de la position intermédiaire de ses organes entre les organes correspondants des parents présumés justifie cette dénomination. Dans la longue série de ses observations, Macfarlane ne trouva qu'une exception à la règle, fournie par les feuilles de l'*Hedychium sadlerianum*. Il l'explique d'ailleurs par une sorte de déterminisme physiologique : les feuilles des parents offrant des formes très divergentes, il n'y avait aucune raison d'ordre utilitaire pour l'individu à ce que les organes de l'hybride fussent exactement intermédiaires.

L'analyse des caractères anatomiques, poussée jusqu'aux détails de la forme des cellules, des épais-sissements de leurs membranes, ainsi que de la localisation des cellules offrant une forme particulière ou des ornements caractéristiques, confirme la règle donnée pour les organes appendiculaires et pour les ornements superficiels. Dans tous les cas, la cuticule épidermique de l'hybride offre une épaisseur moyenne entre les cuticules des parents et cette protection correspond à une résistance moyenne aux agents externes; il en est de même des faisceaux vasculaires, de leur course et de leur répartition entre les différents organes. Comme exemple typique, Macfarlane cite ses observations sur un hybride entre deux genres différents de Monocotylédones. Le *Philageria Veitchii* est le résultat du croisement de *Lapageria rosea* avec *Philesia buxifolia* qui ont respectivement leurs faisceaux vasculaires entourés, dans le premier cas de 5 assises de cellules aplaties, dans le second de 11 à 12 assises; l'hybride en offre 8 ou 9.

Les éléments renfermés dans les cellules se comportent comme les cellules elles-mêmes; la structure des grains d'amidon de l'hybride *Hedychium sadlerianum* par exemple est strictement intermédiaire entre les formes de grains d'amidon des parents, non seulement aux points de vue de la taille et de la forme, mais même par le nombre des couches dont la superposition constitue le grain, couches qui donnent au microscope polarisant des croix noires plus ou moins étalées selon leur condensation. Il en est de même pour les chromatophores et pour les leucites jaunes et verts dont l'identité d'origine et de fonctions avec les grains d'amidon est d'ailleurs établie par de nombreux travaux récents.

La position intermédiaire des caractères morphologiques, anatomiques et cellulaires des tissus hybri-

des n'est constatée que dans les cas où les organes correspondants existent sur les deux parents. Mais il arrive que l'hybride possède un organe ou une qualité dont on ne trouve l'analogue que sur l'un des deux progéniteurs.

Ainsi l'hybride cité plus haut et remarquable par le caractère mixte des grains d'amidon, *Philageria Veitchii*, présente sur ses pétales des nectaires qui manquent complètement au *Philesia buxifolia*, mais qui sont très développés sur le *Lapageria rosea*; la taille des nectaires de l'hybride est environ la moitié de celle des nectaires de cette dernière espèce.

Macfarlane s'efforça de donner l'explication de cette répartition uniforme des caractères mixtes ou combinés, éléments par éléments, chez les hybrides. Il chercha à montrer, ce que les faits ont confirmé depuis, que le noyau cellulaire est l'organe porteur des éléments matériels de l'hérédité, que ceux-ci sont répartis sur les filaments chromatiques et passent de là dans le cytoplasma. Il fut conduit à admettre que les protoplasmas doivent sans doute communiquer les uns avec les autres grâce à des filaments ténus, découverts à cette époque sur les cellules de Spirogyres et d'Algues filamenteuses, qui se prêtent à l'examen commode, et que les recherches récentes ont mis en évidence chez un grand nombre de cellules tant végétales qu'animales. Il est intéressant de rapprocher de cette interprétation le fait bien établi d'un mouvement protoplasmique, très marqué par exemple dans les poils des fleurs de *Tradescantia*, mouvement qui explique l'échange de cellule à cellule, d'organe à organe, des éléments matériels, points de départ des caractères qui se différencient peu à peu au fur et à mesure de la croissance des cellules

pour n'être fixés définitivement qu'à leur mort¹.

Il y a évidemment beaucoup à faire pour étayer cette théorie de l'hérédité, rénovation de la célèbre Pangénèse intercellulaire de Darwin, à laquelle mon maître Hugo de Vries a substitué avec raison, à mon sens, la théorie de la Pangénèse intracellulaire.

Mais certains faits observés depuis la publication du mémoire de Macfarlane apportent une contribution sérieuse à la notion de répartition des éléments matériels de l'hérédité dans le noyau cellulaire. Je n'en citerai qu'un qui complète la série des caractères intermédiaires visibles sur les organes, dans les tissus et dans les cellules des tissus des hybrides.

1. Beaucoup de faits relatifs à la transmission héréditaire des maladies apportent de sérieux arguments en faveur de l'hypothèse donnée par Macfarlane. Mais leur exposé rentre dans le cadre de l'*Hérédité des caractères acquis* qui fera l'objet d'un ouvrage spécial. Mes recherches sur la transmission héréditaire des parasites et les vues d'Eriksson sur les migrations d'un *mycoplasma* encore hypothétique apporteront, je n'en doute pas, une évolution sérieuse dans les idées actuellement répandues.

L'édification de théories est d'ailleurs chose facile; mais il faut montrer que les théories nouvelles sont meilleures et plus adéquates aux faits, plus suggestives aussi de découvertes que les anciennes. Je renvoie le lecteur qui voudrait se préparer à une analyse critique des faits de l'hérédité et de leur interprétation au point de vue de la Biologie générale à l'ouvrage remarquable de M. Yves Delage sur l'*Hérédité*. Il trouvera en particulier (2^e édition, 1903, p. 690) une critique de la théorie de la pangénèse dont l'argument le plus grave est que la présence, dans tous les noyaux à l'état inactif et dans tous les cytoplasmes à l'état actif, de tous les éléments héréditaires n'explique pas le polymorphisme cellulaire. Par quels moyens et en vertu de quelles règles s'effectue le triage des pangènes actifs et de ceux qui doivent rester latents?

La notion de combinaison intime de micelles donnant naissance à des édifices moléculaires complexes et polymorphes, imitation des édifices moléculaires moins hétérogènes de la Chimie organique, permet de répondre à cette objection; mais il n'y a pas lieu d'insister ici sur ce point.

Il montre que cette position intermédiaire peut être suivie jusque dans les noyaux cellulaires eux-mêmes.

M. Rosenberg, de Stockholm, a publié¹ en 1906 ses observations sur la structure du noyau d'une petite plante des marécages, le *Drosera intermedia*, hybride commun entre les deux espèces :

Drosera longifolia \times *Dr. rotundifolia*

et il a constaté par des études cytologiques très approfondies que les nombres de chromosomes dans les noyaux des tissus hybrides étaient exactement la moyenne arithmétique des chromosomes trouvés chez les parents. Le *Drosera longifolia* à feuilles grêles et allongées a des noyaux renfermant 40 chromosomes, le *Drosera rotundifolia* a des noyaux composés de 20 chromosomes et le *Drosera intermedia*, hybride des précédents, a exactement 30 chromosomes.

Dans le même travail, Rosenberg attire l'attention sur un autre hybride obtenu par Ostenfeld par le croisement d'Épervières, genre de plantes très polymorphes dont les hybrides à demi stériles sont très fréquemment affectés de la parthénocarpie qui caractérise aussi les hybrides d'Alchimilles.

L'hybride *Hieracium excellens* \times *H. Pilosella* a des fleurs colorées d'un jaune plus sombre que la mère et possède sur la face inférieure des ligules externes une strie rouge prononcée qui est un attribut particulier, formé sous l'influence du pollen de *Pilosella*. Ostenfeld signale pour cet hybride vrai des nombres variables de chromosomes selon les individus et il reconnaît que cette déviation à la règle doit être attribuée à l'état génétique spécial de l'*Hieracium excellens* où l'on trouve de 15 à

1. Report of the third international Conference on Genetics Londres 1906, p. 289.

20 chromosomes, le chiffre n'en étant pas complètement fixé. Cette irrégularité propre à l'*Hieracium excellens* aurait été transmise à son hybride qui se comporte exactement comme le *Drosera intermedia*.

On peut aussi dans cet exemple rapprocher l'irrégularité des divisions chromatiques, tant chez le parent *excellens* que chez l'hybride dérivé, de la tendance marquée à l'apogamie possédée par les deux formes. Ainsi un caractère acquis, sans doute à la suite d'une hybridation, je veux dire la tendance à l'apogamie de l'*Hieracium excellens*, mais suffisamment épuré pour constituer un état d'équilibre particulier à l'espèce élémentaire qui le possède, serait susceptible d'être transmis, avec son irrégularité et les anomalies chromatiques qui lui sont liées, à ses descendants lorsque, par un hasard favorable, certains de ses ovules sont fécondés au lieu de se développer parthénogénétiquement.

Le mélange intime des caractères d'un hybride peut donc se perpétuer avec ses tares dans de nouveaux mélanges dus à des hybridations nouvelles et on s'explique ainsi le polymorphisme de tant de formes à demi fertiles, dont l'analyse généalogique ne peut être faite avec sûreté que si l'on réussit, par des synthèses heureuses, à reconstituer les principales étapes qui ont abouti à leur état actuel.



Chargé de l'étude et de l'amélioration des Blés cultivés en vue de l'acquisition de lignées favorables à certains procédés de panification, j'ai cherché à analyser la constitution génétique des nombreuses formes (plus de 400) de cette Céréale que j'ai réussi à cultiver en lignées pédigrées.

Dès le début de mon travail, j'ai pu constater l'insuffisance et souvent l'incorrection de la classifica-

tion actuelle des Blés et mes efforts ont porté tout spécialement sur la recherche des affinités des principaux types, pour préciser les liens des différentes espèces élémentaires entre elles. Cette étude n'est pas terminée, mais les résultats déjà acquis trouvent une justification précieuse dans l'analyse anatomique des hybrides que j'ai réalisés dans mes cultures ¹.

Par une révision rapide des caractères différentiels des Chiendents (*Agropyrum*), groupe de plantes sauvages très voisines des Blés, j'ai montré que les caractères anatomiques de leurs espèces élémentaires fournissaient une série de diagnoses très précises et sûres. M'appuyant sur la *loi de variation parallèle des types congénères*, j'ai pu distinguer dans les Blés de bonnes espèces élémentaires, d'après des particularités analogues de structure anatomique des chaumes, dont les *Triticum Spelta*, *Triticum durum*, *Triticum monococcum* sont les plus répandues et les mieux délimitées; poussant l'analyse plus loin encore, je n'ai pas hésité à y joindre les genres *Ægilops* et Seigle (*Secale*) dont les affinités avec les Blés sont très marquées.

J'ai adopté dans cette étude la notion des *spéciétés* de Naudin et j'ai pu mettre en évidence les faits suivants qui paraîtront au premier abord surprenants. Le Seigle, les *Ægilopes* (*Ægilops ovata* et *Ægilops triaristata*) sont génétiquement plus voisins de certains Blés, avec lesquels ils donnent des hybrides fertiles et indéfiniment féconds, que certaines formes de Blés entre elles, par exemple, que le

1. L'ensemble du sujet est exposé dans Blaringhem : Valeur spécifique des divers groupements de Blés (*Triticum*). *Mémoires du Laboratoire de Biologie agricole de l'Institut Pasteur*, I, 1914, 100 pages, 12 fig. et 2 pl.

Triticum monococcum n'est voisin des *Triticum vulgare* et *Tr. compactum*.

En effet, le Seigle donne avec des Blés du groupe *vulgare* des hybrides fertiles et la manière de se comporter des descendance est en tout analogue à ce qui a été établi (page 110) à propos de l'*Ægilops triticoides*. L'hybride de première génération, intermédiaire entre les parents, est presque complètement stérile. Les grains qui en proviennent donnent des plantes moins vigoureuses que l'hybride premier et en même temps la stérilité s'atténue. Au bout de trois générations, la fertilité est suffisante pour fournir une récolte abondante sans soins spéciaux. On constate alors que tous les descendants se ressemblent et constituent un *Blé nouveau* que l'on désignera sans hésitation sous le nom d'une espèce spéciale, *Triticum secaliforme* n. sp., pour rappeler son origine.

Il est beaucoup plus difficile d'obtenir des hybrides fertiles entre le Blé Engrain (*Triticum monococcum*) et les autres espèces de Blés. Tous les essais tentés jusqu'à présent avec les représentants des *Triticum sativum*, *Tr. turgidum* et *Tr. Spelta* ont échoué; les seuls hybrides obtenus proviennent de croisements: avec le *Triticum dicoccum* réalisé par Beijerinck en 1884 et complètement stérile, avec le *Triticum durum* observé à l'état spontané en 1896 par Körnicke, à étamines avortées mais à ovaires féconds, avec le *Triticum durum* variété Macaroni n° 16 et avec un *Triticum polonicum* réalisés par moi-même en 1910 et en 1913. Or, le premier des deux croisements, dont j'ai suivi trois générations, a donné un groupe bien homogène d'individus à fertilité croissante que j'ai désignés dans mes cultures sous le nom de *Triticum dicoccoforme* n. sp.

L'intérêt de ce croisement repose sur la résis-

tance particulière, et absolue dans la plupart des cas, des feuilles et des chaumes du *Triticum monococcum* aux attaques des diverses rouilles des Blés. A ce point de vue, la lignée hybride paraît être intermédiaire entre les parents; mais les feuilles et les chaumes, raides, luisants et flexibles, amincis à la base de l'épi comme dans le *monococcum* laissent espérer que la résistance aux parasites sera comparable à celle du *Triticum monococcum*.

Afin de mieux suivre l'évolution de cette lignée et d'apprécier les changements que les tissus doivent éprouver au fur et à mesure de l'augmentation de fertilité de la descendance, j'ai fait une analyse méticuleuse des caractères anatomiques des feuilles et des chaumes, analyse dont je vais donner maintenant un exposé rapide. Elle confirme tout ce que l'on sait déjà de la fusion intime des tissus et des cellules des hybrides et laisse malheureusement à penser que la résistance propre des éléments du *durum* ne sera pas influencée notablement au point de vue de la résistance aux Rouilles, par le voisinage des éléments cellulaires du *monococcum*, qui restaient indemnes.

Il est facile de constater sur la figure 17 que la constitution anatomique d'ensemble de la base du chaume hybride *a* est intermédiaire entre les constitutions des chaumes des parents (fig. 17, *m* et *d*). La lacune médullaire *l*, large dans le *monococcum*, est réduite dans les deux autres types; le nombre des faisceaux vasculaires qui s'élève jusqu'à 36 dans le *monococcum* où ils sont distribués sur plusieurs rangées concentriques s'abaisse notablement dans l'hybride et dans le *durum*; mais les piliers *p* de sclérenchyme fusionnés en une épaisse gaine entourant les chaumes dans le *durum* sont moins nombreux dans l'hybride où se retrouve la dispersion des

faisceaux du *monococcum*. Malgré cette constitution intermédiaire, on constate une irrégularité dans la distribution des organes anatomiques du chaume *a* qui ne laisse aucune hésitation sur son origine hybride récente. Or, j'ai constaté que cet aspect traduit un état d'infantilisme qui disparaît au fur et à mesure que la lignée *dicoccoforme* se précise, vieillit en quelque sorte et offre une fécondité plus élevée et régularisée.

On constate chez certains individus hybrides un mélange de faisceaux vasculaires internes (*f. i.*) de taille considérable et de faisceaux de petite taille; les plus gros mais pas tous sont raccordés à l'écorce par des piliers de cellules différenciées à membranes épaissies, tandis que ces piliers sont esquissés par des cellules à parois minces (fig. 18, *col.*) dans beaucoup de cas; enfin, certains faisceaux

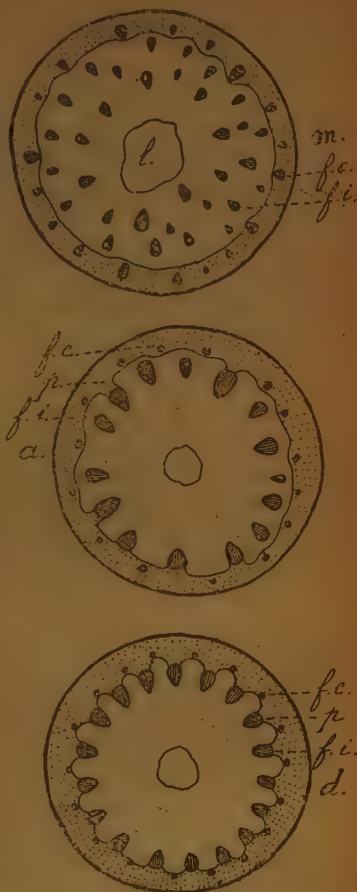


Figure 17.

restent manifestement libres dans le parenchyme interne exactement comme dans le *monococcum*.

La nature hybride de la forme dérivée apparaît

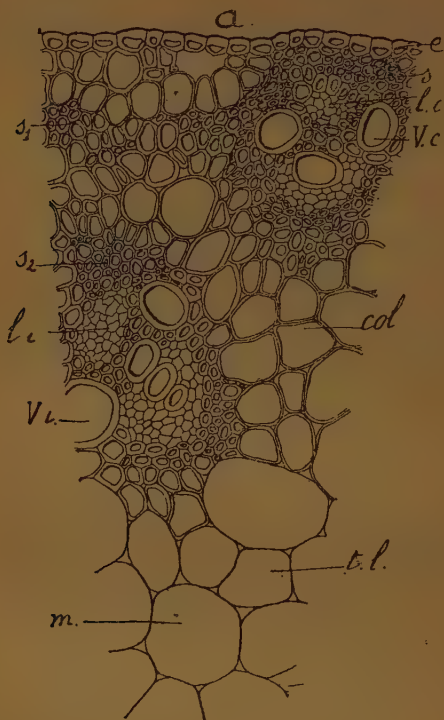


Figure 18.

surtout dans les tailles des faisceaux vasculaires et dans leur distribution qui traduisent les irrégularités de l'irrigation et de la transpiration des tissus hétérogènes par leur constitution chimique; autrement dit, les qualités physiologiques des tissus donnent aux hybrides une structure irrégulière que

la tendance à la symétrie naturelle de la charpente lignifiée, très marquée chez les Monocotylédones, atténuée sans la faire disparaître.

Mais c'est dans l'examen même des cellules constituant les tissus qu'on trouve les phénomènes les plus intéressants. La figure 18 doit être interprétée comme suit. A partir de l'extérieur, l'épiderme *e* est composé de cellules intermédiaires, moins épaissies que celles de l'épiderme du *monococcum*, plus petites et plus épaissies que celles du *durum*; le sclérenchyme *s* sous-jacent rappelle davantage celui du *monococcum* et présente des paquets *s*₁, *s*₂ isolés par une bande large de *collenchyme*, *col* qui n'existe pas chez les parents. Les cellules de la moelle *m* constituent un tissu lacuneux à parois arrondies qui est aussi différent des tissus connus chez les deux parents adultes.

On pourrait croire qu'il s'est formé un tissu nouveau dans l'hybride. Il n'en est rien. On trouve en effet ce tissu collenchymateux bien développé au sommet des chaumes de *monococcum* développés tardivement. Il y a un déplacement dans l'ordre d'évolution des tissus, sans doute en rapport avec l'excès de croissance de l'hybride, déplacement qui donne à ce dernier une constitution juvénile, malgré la maturité des chaumes dont la dessiccation est d'ailleurs plus tardive que chez les parents.

Ainsi, l'hybride *Triticum monococcum* \times *Tr. durum* offre une mosaïque de tissus qui sont répartis à différents niveaux, chez les parents, c'est-à-dire une mosaïque d'éléments anatomiques qui apparaissent à des âges différents chez les parents. Ceci ne doit pas étonner; la dissociation est dominée par les différences de tensions osmotiques cellulaires, variables dans les divers organes et variables aussi à des âges différents d'un même organe. Dans l'hybride, l'exubérance de la végétation, corrélative

de la stérilité, est certainement liée à des modifications dans la division cellulaire; ce qui est plus étonnant et prouve d'une manière indiscutable la transmission héréditaire des caractères anatomiques des tissus, c'est le fait qu'un tissu de l'hybride, nouveau si l'on compare entre eux les bases des chaumes adultes, se retrouve comme tissu de soutien en un autre point de la charpente des parents.

En résumé, *une plante hybride, même intermédiaire entre les parents par ses caractères extérieurs adultes, offre dans sa construction cellulaire et dans sa croissance une mosaïque des tissus qui ont conservé l'individualité des tissus des ascendants.*

Si cette règle n'a pas été observée par Macfarlane, ni par les divers auteurs qui se sont occupés de la comparaison des tissus hybrides avec les tissus des ascendants, je crois pouvoir l'attribuer au fait que les individus comparés appartenaient à des lignées stabilisées depuis longtemps et que l'hybride avait perdu la plasticité ainsi que la vigueur particulière de croissance végétative qui distingue les premières générations hybrides de celles qui les suivent.

Pour l'analyse des ascendances par l'étude anatomique des tissus, il y a donc nécessité de suivre la croissance de chaque plante depuis la racine jusqu'à la graine si l'hybride est fécond, depuis le jeune bourgeon greffé ou bouturé jusqu'à la formation des fleurs et des fruits, si la multiplication a lieu par voie végétative.

Dans ces exemples on retrouve aussi l'application d'une loi de biologie générale, à savoir, que l'individu dérivé reproduit dans son développement les phases ou les étapes présentées par les ascendants: *L'ontogénie de l'hybride est l'image des diverses phases de la phyllogénie des parents.*



A plusieurs occasions au cours de cet exposé, j'ai employé le mot *combinaison* en insistant sur le fait que je lui donnais le sens qu'il a en chimie ¹. Je reviens sur ce point, car la *combinaison chimique* des éléments fusionnés me paraît être le critérium le plus certain d'une modification profonde des essences spécifiques associées par l'hybridation, et je dirai presque, la cause réelle des tâtonnements et des erreurs qui guettent le biologiste dans ses recherches généalogiques des espèces élémentaires actuelles.

Le mémoire de Macfarlane renferme plusieurs allusions précises à la combinaison, au sens chimique du mot, des éléments contenus dans les cellules des parents, dont on doit trouver le produit condensé ou modifié dans les cellules hybrides.

Tout le monde a présente à l'imagination l'odeur très pénétrante du Cassis; elle est donnée par une huile essentielle qui s'accumule dans les poils épidermiques des feuilles du Groseiller à fruits noirs (*Ribes nigrum*) et on la trouve d'ailleurs dans toute la plante, dans les rameaux et dans les fruits. Le Groseiller à maquereaux (*Ribes Grossularia*) a un parfum beaucoup plus léger et très différent, surtout sensible dans les fruits verts qu'une cuisson légère prépare pour la compote. L'hybride de ces deux espèces, *Ribes Culverwellii*, offre un arôme intermédiaire entre celui des parents; il possède les poils des deux espèces réduits à une taille moitié de celles des poils des parents.

1. Le mot *combinaison* avec le sens algébrique est communément employé par les Mendéliens et possède une tout autre signification.

Le résultat est le même pour des hybrides d'OEillets (*Dianthus Grevei*) et de Rhododendrons dont l'odeur des fleurs est intermédiaire entre celles des parents et spécialement dans le cas de l'*Hedychium sadlerianum* qui est remarquable; le parfum de cette plante est tel que l'on ne peut dire s'il est le résultat du mélange des parfums des parents ou bien s'il résulte de la formation de nouvelles combinaisons chimiques entre les essences des parents.

L'auteur anglais ignorait, ou du moins ne signale pas l'opinion et les preuves fournies à ce sujet par un chimiste français, M. Armand Gautier, dont les observations et les affirmations répétées au cours de trente années sont en faveur d'une coalescence complète des plasmas avec combinaison chimique, entraînant comme conséquence la formation de nouvelles formes stables. Il ne paraît pas inutile de faire une revision rapide des preuves apportées à cette théorie par le savant français.

Le Mémoire de M. A. Gautier¹ fut publié en 1886, dans un ouvrage peu répandu surtout dans les laboratoires de Biologie, ce qui explique pourquoi il est resté longtemps dans l'oubli.

D'après ces recherches, les variations des espèces animales et végétales sont corrélatives de celles des espèces chimiques, ou molécules intégrantes, qui entrent dans la composition des tissus et les fonctions organiques qui traduisent les variations successives de l'espèce seraient comme la résultante de propriétés physico-chimiques des divers principes

1. Sur le mécanisme de la variation des êtres vivants, rapproché de la variation de leurs molécules intégrantes. *Hommage à M. Chevreul* à l'occasion de son centenaire, Paris 1886, pp. 29-52, in-4°.

immédiats qui se substituent les uns aux autres lorsque varie le plan de chaque espèce et de chaque race ou variété.

L'altération des formes anatomiques et des aptitudes physiologiques serait *contemporainement accompagnée d'une variation dans la nature des principes immédiats qui entrent dans la structure de la nouvelle variété*.

Les principaux faits apportés à l'appui de cette théorie sont empruntés à l'étude de la Vigne et des vins. M. Armand Gautier constate que les divers cépages de la Vigne, quel que soit leur mode de production, ne se distinguent pas seulement par variation presque indéfinie de l'aspect général, de la forme des organes et de la robusticité de chaque cépage; chacun de ces changements est corrélatif d'une modification profonde des molécules chimiques complexes que l'on peut extraire du végétal, tannins, essences, pigments colorés, etc. Par exemple, les matières colorantes de la Vigne, tout en appartenant à un même type chimique, varient assez pour que les unes soient solubles dans l'eau, d'autres insolubles, que quelques-unes sont azotées alors que la majeure partie ne l'est pas, que plusieurs précipitent les sels de Plomb en vert, d'autres en bleu, etc... On sait aussi que la préparation de ces éléments colorés n'est pas localisée dans le raisin mûr; dans la feuille de chaque cépage, il existe une matière colorigène spéciale, une *catéchine*, qui porte une partie seulement des radicaux qui entreront dans la matière colorante de fruit. La matière cristalline incolore, retirée à la fois des feuilles vertes de la Vigne et des Vins, donne en s'oxydant à l'air la *couleur rouge spéciale* à chacun d'eux. Ce sont de véritables tannins colorés, acides polybasiques complexes, très voisins les uns des autres, mais jamais identiques pour deux cépages

différents. Ainsi M. A. Gautier a découvert la série des matières colorantes des vins du tableau suivant :

Cépage : <i>Gamay</i>	Enoline de formule	C ⁴⁰ H ⁴⁰ O ²⁰
<i>Carignan</i>		C ⁴⁴ H ⁴⁸ O ²⁰
<i>Grenache</i>		C ⁴⁶ H ⁴⁴ O ²⁰
<i>Teinturier</i>		C ⁴⁴ H ³⁶ O ²⁰
<i>Aramon</i>		C ⁴⁶ H ³⁶ O ²⁰
<i>Petit-Bouschet</i>		C ⁴⁵ H ³⁶ O ²⁰

Or, en faisant cette étude, il remarque que le cépage dit *Petit-Bouschet* résulte de la fécondation de l'ovaire du cépage *Teinturier* par le pollen de l'*Aramon*. Les trois matières colorantes furent préparées à l'état de pureté parfaite et l'analyse démontra que la matière colorante fille, la composition de la couleur du *Petit-Bouschet*, était la moyenne arithmétique exacte de la composition des deux matières colorantes des parents. Voici les chiffres mêmes des analyses :

Matières colorantes des cépages.	Poids des Éléments chimiques composants.		
	C	H	O
<i>Teinturier</i> (mère).	66,81 à 60,92	3,98 à 4,01	35,07 à 35,09
<i>Aramon</i> (père).	59,50 à 59,55	4,37 à 4,40	36,08 à 36,10
Moyenne des compositions des parents.)	60,10	4,22	35,59
<i>Petit-Bouschet</i> (Hybride).	60,16 à 60,18	4,29 à 4,31	35,53

« L'influence des parents, conclut M. Armand Gautier, a été mesurée dans ce cas, non par des variations vagues de formes, d'organes et de fonctions, mais bien par l'analyse chimique précise ; elle a permis de déterminer les rapports de poids de chacun des éléments qui concourent à la formation des trois principes immédiats, notoirement correspondants dans les deux ascendants et dans l'être résultant ; à savoir les matières colorantes de leurs fruits. Je pense, ajoute-t-il, que c'est la première tentative qui ait été faite jusqu'à ce jour pour

aborder par la balance la connaissance des causes profondes et de la nature des variations des êtres vivants¹. »

Dix ans plus tard, dans un article intitulé *Le Mécanisme de la Variation des Races*², le chimiste français reprend la question en lui donnant plus d'ampleur.

Si la matière colorante du nouveau cépage est la moyenne arithmétique de celle de ses deux générateurs, il s'ensuit que chacun de ceux-ci a donc apporté par égale part, l'un avec le pollen, l'autre avec l'ovule, l'aptitude de l'hybride à produire une matière colorante nouvelle qui lui est propre. Or, la nature de cette aptitude nous est ici clairement révélée; elle consiste dans la part égale prise par chacun des deux générateurs à la formation de l'espèce chimique nouvelle, régulièrement dérivée des deux espèces génératrices, et celle-ci est une espèce chimique hybride qui tient par égale part des espèces paternelle et maternelle. *L'hybridation, la fusion des caractères s'est faite jusque dans la molécule chimique elle-même.* »

Sans doute, et l'auteur le remarque, il faudrait séparer les principes albuminoïdes des protoplasmas différents, c'est-à-dire les organes chimiques essentiels dont dépend le fonctionnement élémentaire de chaque cellule. Or, « pour exprimer toute notre pensée, dit M. A. Gautier, la variation a commencé avec les principes chimiques matériellement transmis par la génération et dont tous les autres procèdent. Ces principes ayant varié au moment de l'hybridation, le fonctionnement élémentaire de chaque protoplasma et de chacune des cellules dans la composition desquelles entrent ces principes a corrélativement varié, et par conséquent l'être tout

1. *Notice sur les Travaux Scientifiques* de M. Armand Gautier, Paris 1888, p. 38.

2. *Revue Scientifique* du 6 février 1899.

entier a été modifié dans son fonctionnement général et dans ses formes extérieures en raison de cette transmission de principes chimiques nouveaux, originaires des produits générateurs qui les véhiculent. »

Et je crois pouvoir adopter, sans en changer un terme, les conclusions mêmes de l'auteur dont tous les faits exposés dans les chapitres précédents sont une confirmation :

« Les variations des races et à plus forte raison des espèces dues aux croisements ne portent donc pas seulement sur les formes extérieures, sur la structure des tissus et sur les fonctions qui en dérivent. Elles s'impriment d'une façon spécifique dans tout ou partie des cellules du nouvel être et leur transmettent l'aptitude de développer ces mêmes variations, soit directement par génération, soit indirectement par coalescence de plasmas déjà moléculairement transformés ¹. »

1. Généralisant encore davantage, A. Gautier n'hésite pas à reconnaître que les modifications rapides, observées sur les végétaux, — quoique souvent dues à l'action de certains pollens d'espèces étrangères — peuvent aussi naître de l'inoculation de matières destinées à la reproduction, telles que celles qui se rencontrent dans les spores ou dans les bactéries, matières qui, grâce à un hasard heureux, une piqûre, une blessure, etc..., sont mises en relation immédiate avec le protoplasma qu'elles modifient ensuite. Il rappelle à ce sujet les phénomènes étranges de la panachure infectieuse, cette contagion totale de l'être par une greffe ou une piqûre dont on constate ensuite l'arrêt, soit par la rénovation sexuelle, la transmission héréditaire n'ayant pas lieu, soit par des circonstances très favorables au développement des cellules non infestées.

Les vues d'Armand Gautier sur la coalescence du plasma trouveraient un sérieux appui dans les études récentes sur la transmission héréditaire des Rouilles végétales, parasites des Blés. Mais comme je l'ai dit déjà, il importe de limiter mon sujet à l'*Hérédité* au sens propre du mot. J'aurai l'occasion d'y revenir dans une étude de l'*Hérédité des maladies*, en préparation.

LIVRE TROISIÈME

LES CROISEMENTS DE VARIÉTÉS

CHAPITRE VII

Les règles de l'Hérédité alternante ou Hérédité Mendélienne.

Définitions de l'Hérédité alternante. — Indépendance des caractères de Variétés d'après Sageret; exemple des Melons hybrides et du Chou-Raifort.

Expériences de Mendel; leur intérêt passe inaperçu jusqu'en 1900. — Précautions prises dans le choix du matériel d'étude; choix du genre *Pisum*; variétés régressives de Pois.

Décomposition en couples de caractères différentiels des traits des lignées croisées. — Protection contre les croisements accidentels. — Caractères dominants et caractères récessifs. — Disjonctions en F_2 suivant la proportion 3 dominants : 1 récessif.

Résultats des expériences. — Tableau récapitulatif.

L'hérédité alternante est le mode de transmission des caractères qui résulte des croisements à fécondité parfaite et illimitée, entre l'espèce et ses variétés, ou entre les variétés de la même espèce.

Mendel a établi, par des croisements entre variétés de Pois, les règles suivantes qui ont été, depuis 1900, le critérium de l'analyse de tous les hybrides indéfiniment féconds :

1° *Règle de dominance.* En règle générale, dit Mendel, les hybrides ne tiennent pas exactement le milieu entre les formes souches. Il y a un caractère très visible sur tous les *descendants de première génération* qu'on appellera le caractère *dominant* ; l'autre caractère a disparu en totalité ou presque, c'est le caractère *récessif*.

2° *Règle de ségrégation de la descendance hybride.* Les hybrides produisent des graines dont une moitié reproduit la forme hybride, tandis que l'autre donne des plantes qui restent constantes et prennent *par parties égales*, les unes, le caractère dominant, les autres, le caractère récessif.

Ces règles sont applicables à tous les cas où l'on peut distinguer sur les parents associés par l'hybridation des couples de caractères différenciels et indépendants. Je vais essayer de faire comprendre l'hypothèse de l'*indépendance des caractères*.

Dans un Mémoire, paru en 1826 intitulé *Considérations sur la production des hybrides, des Variantes et des Variétés en général, et sur celles des Cucurbitacées en particulier*, le physiologiste français Sageret montre bien qu'il faut, dans les hybrides, faire une distinction entre les croisements féconds et les croisements à demi ou complètement stériles. Il constate¹, comme nous l'avons fait, l'existence d'*hybrides mixtes* intermédiaires entre les espèces et ne manque pas de signaler que c'est le cas commun, celui qui répond à la conception courante qu'on se fait de l'hybride :

« La première idée qui s'offre à l'esprit lorsqu'une plante hybride se présente à vos yeux, soit que cette plante soit véritablement hybride, c'est-à-dire pro-

1. Sageret. Pomologie physiologique, 1830, p. 561.

venant de deux espèces différentes, ou qu'elle soit hybride de deux variétés, si tant est qu'on doive alors lui donner ce nom, la première idée dis-je, est de chercher dans cet hybride mis sous vos yeux une ressemblance qui donne un terme moyen entre les deux ascendants connus ou présumés, soit immédiats, soit même à des degrés plus éloignés, si l'on veut admettre l'atavisme et l'on est naturellement porté à croire que cette ressemblance doit être une *fusion* sinon intégrale, au moins partielle, ou apparente ou intime, des caractères appartenant aux deux ascendants. »

D'après Sageret, cette fusion peut avoir lieu dans certains cas, mais peut-être faut-il tenir compte, en raison du plus ou moins d'analogie entre les espèces, des difficultés que présente un mélange parfait :

« Ainsi donc, en définitive, il m'a paru qu'en général, la ressemblance de l'hybride à ses deux ascendants consistait non dans une fusion intime des divers caractères propres aux parents, mais bien plutôt dans une distribution soit égale, soit inégale de ces mêmes caractères. Je dis égale ou inégale, parce qu'elle est bien loin d'être la même dans tous les individus hybrides provenant d'une même origine et il y a entre eux une très grande diversité. Ces faits sont constatés par une multitude de mes expériences. »

Sageret fait ici allusion à un cas d'hérédité en mosaïque observé par lui et qui est en effet tout à fait remarquable. Il avait eu l'occasion de produire un hybride Chou-Raifort (*Brassico-Raphanus*) à la suite de la fécondation d'un ovaire du Radis noir par le pollen d'un Chou. Les plantes diffèrent par toutes leurs parties et pour le botaniste surtout, par la forme des fruits qui sont des siliques

plates à larges valves lisses et régulières dans le genre Chou, tandis qu'elles sont étranglées en autant d'articles qu'il y a de graines dans le genre Radis.

Le Chou-Raifort de Sageret fleurissait abondamment, mais grainait difficilement et ne portait que quelques capsules simples peu apparentes contenant tout au plus une seule graine tantôt mal, tantôt bien formée et quelques autres capsules beaucoup plus belles. « Ces dernières, dit Sageret, au lieu d'être comme je m'y attendais d'une forme moyenne entre celles du Chou et du Radis, offraient sur le même fruit deux siliques au-dessus l'une de l'autre et très distinctes par la forme, l'une ressemblant à celle du Chou et l'autre à celle du Radis, ayant chacune d'elles une seule graine assez analogue à l'apparence de leur silique réciproque. Il eût été curieux de suivre le produit de ces deux graines, mais les individus en provenant étant faibles, je les ai négligés. »

Cet exemple de mosaïque, tout à fait remarquable et qui n'a pas été reproduit à ma connaissance depuis, a suggéré à Sageret l'idée de comparer les caractères d'un même organe entre eux et l'a conduit à la découverte de la *ségrégation des caractères*, qui, sans doute, n'est qu'un procédé artificiel d'exposition plutôt qu'une réalité, procédé justifié d'ailleurs par le succès de son emploi dans l'analyse des résultats et pour la prévision des conséquences des croisements entre variétés.

Les applications de cette méthode d'analyse depuis 1900 et son rôle dans les recherches de Génétique m'invitent à reproduire ici intégralement l'exemple de ségrégation donné par Sageret ; il fera comprendre à la fois la méthode de travail des Mendéliens et la portée des objections que bon nombre de transformistes lui opposent.

« Les idées que je présente, dit Sageret, m'ont paru remarquables ; elles me semblent être d'une très grande importance ; pour les bien faire saisir j'en donnerai quelques exemples pris sur mes Melons hybrides ; je vais donc en conséquence *faire une supposition*.

« Je suppose qu'il s'agit d'examiner plusieurs hybrides produits de la fécondation d'un (Melon) Chaté par un Melon Cantaloup brodé, *l'une et l'autre espèce assez franches* pour faire espérer que chacune contribuera pour sa part à rendre son espèce autant que possible.

Je suppose aussi, pour plus de simplicité et de clarté, que *cinq caractères seulement*, remarquables ou dignes d'attention, se trouvent dans le Chaté et dans le Cantaloup, dont les produits hybrides nous occupent ici.

Le Cantaloup ascendant
avait :

caractères

- 1 Chair jaune.
- 2 Graines jaunes.
- 3 Broderie.
- 4 Côtes fortement prononcées.
- 5 Saveur douce.

Le Chaté ascendant
avait :

caractères

- | | |
|--|--|
| 1 Chair blanche. | 1 Chair blanche. |
| 2 Graines blanches. | 2 Graines blanches. |
| 3 Peau lisse. | 3 Peau lisse. |
| 4 Côtes légèrement prononcées | 4 Côtes légèrement prononcées |
| 5 Saveur sucrée et très acide en même temps. | 5 Saveur sucrée et très acide en même temps. |

Le produit présumé des hybrides nés aurait dû être en terme moyen : 1. Chair jaune très pâle ; 2. graines jaunes très pâles ; 3. broderie légère et clairsemée ; 4. côtes légèrement prononcées ; 5. saveur douce et acide en même temps. Mais tout au contraire,

*Produits réels des deux hybrides des Chatés
et Cantaloups susdésignés :*

<i>Premier hybride</i>	<i>Deuxième hybride</i>
1 Chair jaune.	1 Chair jaunâtre.
2 Graines blanches.	2 Graines blanches.
3 Broderie.	3 Peau lisse.
4 Côtes assez prononcées.	4 Sans côtes.
5 Saveur acide.	5 Saveur douce.

Maintes fois j'ai obtenu de même, une fusion de peu d'importance, mais une distribution bien plus marquée de leurs divers caractères sans aucun mélange entre eux. »

Dans cet exposé de l'expérience de Sageret, j'ai tenu à conserver aussi correctement que possible la distribution des propositions sous la forme adoptée par l'auteur. Il est incontestable que cette distribution traduit l'idée préconçue, et d'ailleurs fort intéressante pour l'époque, d'une comparaison des caractères des parents en admettant la possibilité d'en faire des couples, chaque couple pouvant être considéré comme indépendant des autres et par conséquent étudié sur la descendance pour lui-même et lui seul.

J'insiste sur ce point, car il est la caractéristique vraie du procédé d'analyse des Mendéliens. Ils admettent, comme Sageret et Mendel l'ont fait, qu'il est permis de considérer à part chaque attribut, sans tenir compte des attributs voisins, qu'il y ait ou non corrélation entre eux.

De cette façon, ils introduisent dans leurs raisonnements et ils expriment dans les tableaux descriptifs de leurs résultats une *discontinuité* qui peut n'être qu'apparente et propre aux cas particuliers utilisés pour la démonstration des lois.

Que cette discontinuité facilite le langage, qu'elle permette l'exposé des résultats sous une forme condensée, schématique et frappante : cela n'est pas douteux ! Qu'il soit possible de traduire par des symboles et par des formules groupant ces symboles, les diverses phases de l'addition, de la substitution et de la ségrégation des caractères unités admis dans le langage ; c'est évidemment encore un progrès.

Mais ce progrès est acquis au détriment de l'expression de la réalité, lorsqu'il n'y a pas *réelle indépendance entre les couples de caractères dans lesquels on suppose pouvoir décomposer les parents de l'hybride*. Les mathématiciens s'interdisent de traduire par des formules les rapports d'entités qui ne sont pas complètement définies et bien délimitées et il me paraît dangereux d'adopter leurs procédés d'exposition, si l'on n'est pas décidé à adopter en même temps leur prudence dans la définition et le groupement des symboles mis en jeu.

* *

C'est au moine tchèque Gregor Mendel que revient l'honneur d'avoir mis en évidence les lois de la ségrégation des caractères des parents dans la descendance des hybrides de variétés. La *culture scientifique de ce savant physicien et météorologiste* lui a permis d'introduire dans l'analyse des phénomènes de l'hérédité un esprit de méthode et une clarté dans l'exposé des résultats qui rappellent les innovations géniales de Lavoisier, de Dalton et de Berthollet dans la mise en évidence des lois fondamentales de la Chimie ¹.

1. Grégor Mendel est né le 22 juillet 1822 à Heinzendorf, en Schésie, fit ses études classiques au Gymnase d'Olmütz et entra en 1843 dans l'ordre religieux des Augustins de Brünn (Bohême). De 1851 à 1854, il fut envoyé à Vienne pour compléter ses connaissances de Sciences physiques et natu-

Les recherches de Mendel sur l'Hérédité chez les Végétaux ¹ commencèrent en 1858 par des croisements entre formes de Pois (*Pisum*); continuées pendant 7 années et portant sur plus de 10.000 plantes cultivées en lignées pures ou en lignées croisées à filiation connue, elles mettent en évidence des lois remarquables par leur précision et leur portée.

D'autres essais entrepris par le même auteur sur les Haricots (*Phaseolus*) donnèrent lieu à des ségrégations incomplètes qui modifièrent les conclusions précises acquises par l'étude des Pois et la production expérimentale d'hybrides d'Épervières (*Hieracium*), qui devait couronner cette œuvre, ne firent qu'introduire le doute et le trouble, car la plupart des hybrides de ce genre sont affectés de l'apogamie qui substitue des bourgeons aux œufs.

Les découvertes cytologiques n'étaient pas assez avancées à cette époque pour mettre le naturaliste de Brünn sur la voie des circonstances qui troublaient ses expériences. En fait, on trouve dans une correspondance, abondante et réunie récemment, de Mendel au philosophe naturaliste C. Nægeli toutes

relles qu'il enseigna ensuite aux élèves du cloître jusqu'en 1868. Les essais de croisement de Pois furent conduits par Mendel parallèlement à une série d'observations météorologiques dans lesquelles il put exercer sa compétence éprouvée. La mort du supérieur de l'Ordre des Augustins de Brünn en 1868 l'ayant appelé à la direction de cet Établissement, il dût abandonner son enseignement et ses expériences dont les derniers résultats étaient d'ailleurs confus et peu probants. Il mourut le 6 janvier 1884.

1. Versuche über Pflanzenhybriden, *Verhandlungen der Naturforschenden Vereins in Brünn*, vol. IV, 1865, p. 3-47 et Ueber einige aus Künstlicher Befruchtung gewonnene *Hieracium*-Bastarde; même recueil, 1869, pp. 26-31.

Une traduction française littérale de ces mémoires fondamentaux sur l'Hérédité a été publiée par M. A. Chapellier dans le *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique*, dirigé par A. Giard, décembre 1907, t. XLI, pp. 371-419.

les phases entre un espoir illimité et une déception pénible dans la mise en évidence des lois générales de l'Hérédité.

Ces recherches restèrent longtemps dans l'oubli, sans doute à cause du découragement de leur auteur. Durant trente années, malgré l'intérêt que ce travail présentait pour les naturalistes philosophes et plus encore peut être pour les sélectionneurs praticiens, le Mémoire très condensé où sont réunis les principaux résultats n'attira aucune attention sérieuse.

Focke, dans son *Traité sur les Hybrides végétaux* (1881) n'y fait allusion que par quelques banales réflexions. A propos des croisements du genre *Pisum*, il dit : « Les nombreux croisements faits par Mendel donnèrent des résultats analogues à ceux obtenus par Knight; pourtant Mendel croyait avoir trouvé des rapports numériques constants entre les types croisés. » C'est précisément dans la simplicité de ces rapports numériques que réside la valeur inestimable des travaux de Mendel sur les Pois.

Par contre, Focke insiste davantage sur les hybrides de Haricots : « Mendel a croisé expérimentalement

Phaseolus vulgaris var. *nanus* \times *P. multiflorus*
var. *flore coccineo*

le premier, nain, à fleurs blanches et à petites graines blanches; le second grimpant, à fleurs rouges et à graines bariolées de noir et de rouge. Les hybrides au nombre de 17, ressemblèrent dans leurs traits généraux au père *Phaseolus multiflorus*, mais les fleurs étaient d'un rouge plus pâle; leur fertilité fut assez faible. Les 17 plantes donnèrent 49 graines qui, l'année suivante, fournirent en tout 31 plantes fleuries. L'un d'eux eut les fleurs blanches et les graines blanches; les autres portèrent des fleurs dont la teinte oscillait entre le rouge et le violet pâle et des graines très variablement colorées. La fécon-

dité fut très inégale, mais pour toutes faible, les plantes à fleurs rouges donnant en moyenne le moins de graines. La fécondité même ne fut pas transmise, puisque les descendants des individus les plus fertiles furent parmi les tout à fait stériles. »

Enfin au sujet des Epervières (*Hieracium*), Focke dit que, d'après Mendel, les hybrides sont polymorphes, mais les formes isolées paraissent stables dans les semis.

Ainsi, les contemporains de Mendel n'avaient conservé le souvenir que des faits les moins probants et négligèrent les résultats remarquables mis en évidence par les croisements des lignées pures de Pois. Il est vrai que la notion de pureté du matériel biologique n'avait pas encore été précisée et ne préoccupait pas les hybrideurs.

Par un hasard étonnant, la même année 1900 et presque simultanément, trois botanistes mettaient en évidence des phénomènes d'hérédité analogues à ceux que Mendel avait découverts sur les Pois en 1865.

Hugo de Vries à Amsterdam les vérifiait sur diverses catégories de plantes et en particulier sur le Maïs où il constatait le phénomène de la Xénie qui n'était qu'un cas particulier d'hérédité mendélienne. C. Correns, à Tubingen, sur diverses plantes et E. Tschermak, à Vienne, sur les Pois eux-mêmes constataient la régularité de la disjonction des descendances hybrides obtenues entre l'espèce et ses variétés, ou encore entre les variétés d'une même espèce. En quelques années, sous l'influence du biologiste anglais Bateson, les règles élevées à la dignité de Lois étaient connues de tous les botanistes, zoologistes et hybrideurs du monde entier.

Mendel leur avait d'ailleurs donné en 1865 une importance considérable et avait pris soin non seu-

lement d'étudier les mémoires connus à l'époque sur les Hybrides, mais encore de montrer pourquoi les essais de ses prédécesseurs avaient échoué. Il signale les travaux de Kœlreuter (1778-1780) et de Gaertner (1849) publiés dans la langue qui lui était familière et d'après eux, sans doute, les recherches de Knight et de Herbert (1837) en Angleterre et celles de Lecoq (1840) en France. Il m'a été impossible de m'assurer, bien que ce point mérite d'être élucidé, s'il avait connaissance des travaux de Naudin et de Godron, ses contemporains français.

Par l'étude des faits connus, il savait les difficultés qu'il aurait pour mettre en évidence, dans le problème complexe et si vaste de l'Hérédité, une loi sans exceptions; selon lui, les expériences faites jusque-là n'avaient pas été conduites avec assez d'ampleur, ni avec assez de méthode pour qu'il fût possible :

- a) de *fixer le nombre des différentes formes* sous lesquelles apparaissent les descendants des hybrides;
- b) de *classer ces formes à chaque génération* dans une ou plusieurs catégories;
- c) d'*établir des rapports numériques* entre les descendants renfermés dans chaque catégorie.

Remarquons en passant la méthode de travail réellement scientifique du physicien et météorologiste tchèque. Il est curieux de constater que l'astronome Quételet et le physicien Mendel ont mis en évidence les principes directeurs de la science biologique moderne, en appliquant les méthodes qui leur étaient familières à l'analyse des problèmes confus de la Variation des êtres vivants.

Dans l'exposé des conditions particulières où l'expérimentateur doit se placer pour faire cette étude, Mendel remarque avec étonnement qu'un effort de ce genre limité à un petit nombre de plantes

lui a donné d'excellents résultats ; la réussite dépend essentiellement de la nature des plantes choisies pour la conduite des expériences et des précautions prises pour faire des catégories et des numérations exactes. Sans connaître les principes qui nous ont guidés pour la recherche et la définition des *lignées pures*, il a eu l'intuition exacte des conditions favorables que donne ce matériel d'étude et n'a même pas songé à utiliser les espèces et les variétés animales soumises à l'entre-croisement obligatoire.

« Le choix du groupe végétal à employer dans des recherches de ce genre, dit-il, doit être fait avec les plus grandes précautions, si l'on ne veut dès le début, compromettre toute chance de succès ». C'est le soin pris dans la préparation du *réactif* qui donne une sécurité dans le résultat des analyses chimiques ; la lignée pure, ou même certains caractères très exactement définis de la lignée pure, sont le réactif indispensable à l'analyse des substitutions héréditaires.

Voici les règles données par Mendel, dont l'inobservation conduit à des erreurs d'interprétation et à des irrégularités qui ne sont point le fait de la règle, mais des seules conditions dans lesquelles l'expérimentateur se place.

« Les plantes d'expériences doivent *absolument* satisfaire à certaines *conditions* :

1° Elles doivent *posséder des caractères différentiels constants* ;

2° Il faut, pendant la floraison, que leurs hybrides soient naturellement, ou puissent être facilement mis à l'abri de toute intervention de pollen étranger ;

3° Les hybrides et leurs descendants ne doivent éprouver *aucune altération* notable de fertilité dans la suite des générations. »

Lorsque cette dernière condition surtout n'est pas remplie, les conclusions sont difficiles ou impossibles ; il faut des héritiers et les connaître tous pour parler de partage héréditaire.

La seconde condition a seulement pour objet d'éliminer le *vicinisme*, l'adultération des lignées par l'apport de pollen étranger. Théoriquement, toute plante peut être mise à l'épreuve si elle est autofécondable sans diminution de fertilité, et pour cela, il suffit de disposer de lots de terrains isolés en nombre suffisant pour suivre à part la descendance de chaque hybride au cours des trois ou quatre premières générations. En fait, cette condition limite considérablement les essais, car il est indispensable de suivre *tous les descendants sans exception*.

Plusieurs genres de plantes, hermaphrodites et naturellement autofécondées, répondent à ces exigences sans entraîner trop de frais. Parmi les Légumineuses, les genres Pois (*Pisum*), Haricot (*Phaseolus*), Pois de Senteur (*Lathyrus*), quelques espèces du groupe des Vesces (*Vicia*) et des Lentilles (*Ervum*) sont indiqués ; parmi les Céréales, l'Orge, le Blé, l'Avoine dont nous avons étudié le mode de pollinisation répondent assez correctement, les Orges surtout, aux exigences qui viennent d'être exposées.

Mendel choisit les Pois parce que ces plantes sont indéfiniment fertiles malgré l'autofécondation, parce qu'on les élève facilement en pleine terre ou en pots et que la durée de leur végétation en est courte, surtout enfin, à cause de la *netteté des caractères qui différencient les variétés de Pisum*.

Il est évident, d'après l'énoncé des sortes de Pois utilisées par Mendel et décrites avec des noms d'espèces différentes, *Pisum sativum* L., *P. quadratum*, *P. saccharatum*, *P. umbellatum*, que la définition du

mot *espèce* admise par lui ne concorde pas exactement avec celle adoptée dans cet ouvrage (p. 16), qui repose sur la fécondité limitée des croisements entre espèces voisines; cette conception est nettement écartée par la troisième condition imposée au matériel d'études par Mendel.

Les formes qu'il mit en expériences ne sont même pas des sous-espèces ou espèces jordanienues; ce ne sont que de simples *variétés*, ou races, au sens horticole du mot. Cette dernière opinion a été soutenue par Hugo de Vries lorsqu'il affirma que les lois de la dominance et de la ségrégation régulière concernent les *croisements équilibrés*, ceux que les espèces ont avec leurs variétés régressives. J'ai adopté ce point de vue dans un ouvrage antérieur¹ et le conserve après les nombreuses études faites sur ce sujet. Les vingt-deux formes de Pois utilisées par Mendel pour la vérification de ses hypothèses sont des *variétés* de l'unique espèce *Pisum sativum*, quelles que soient leur hiérarchie et leur dénomination dans les classifications horticoles.

Il importe d'insister un peu sur cette question qui domine toutes les discussions entre Génétistes modernes.

Les *variétés régressives* sont, par définition, celles qui s'accordent sans exception avec les lois de Mendel dans leurs croisements avec les espèces dont elles dérivent. L'analyse de la première condition imposée par Mendel dans la recherche de ces lois fournira, si l'on veut, l'énoncé des conditions nécessaires et suffisantes pour que deux lignées distinctes puissent être regardées comme des variétés régressives de même espèce. Ces conditions sont précises :

1. *Les Transformations brusques des êtres vivants*, pp. 81 et 96.

Les lignées classées dans les différentes variétés doivent posséder des *caractères différenciels constants*, en plus du grand nombre de caractères communs à tous les individus groupés dans l'espèce. Ces caractères différenciels, visibles sur les parents des hybrides, pourront donc être accouplés par paires et se substituer l'un à l'autre, *indépendamment* des caractères communs transmis par définition intégralement à tous les descendants.

En d'autres termes, il faut admettre *l'indépendance absolue, matérielle, des caractères distinctifs des variétés* par rapport à tous les autres caractères communs à l'espèce et à ses variétés.

Les Variétés sont donc des lignées de l'espèce, distinctes de la grande majorité des autres lignées par un ou plusieurs caractères indépendants, agissant en quelque sorte comme des attributs surajoutés, ayant une existence propre, sans action sur la fertilité.



Après Sageret, Mendel a eu l'initiative heureuse, quoique discutable au fond, de ne prendre en considération que les couples de caractères offrant une délimitation nette et certaine, s'opposant sur les parents des hybrides formés dans ses expériences.

Il distingue et compare :

1° les graines sphériques et arrondies (A) aux graines irrégulièrement anguleuses et à rides profondes (a) ;

2° les différences de coloration des embryons ¹, qui sont jaune-pâle, jaune-clair et orangés (B) ou d'un vert plus ou moins intense (b) ;

3° les différences de coloration de l'épisperme brun-

1. Mendel dit *coloration de l'albumen de la graine* (endosperme), alors que les graines de *Pisum* n'ont pas d'albumen.

gris, *bruns*, avec ou sans pointillé violet (*C*) ou *blancs* (*c*). Aux épispermes bruns correspondent des fleurs colorées à étendard violet et aux ailes pourpres et des taches rougeâtres sur les tiges, aux points d'insertion des feuilles; ces colorations sont très atténuées sur les Pois à fleurs blanches et à épisperme translucide blanc. Dans les cas douteux, il suffit de plonger dans l'eau bouillante les graines grises ou grises légèrement teintées de brun, pour provoquer le virage, au brun des épispermes du type *C*; les épispermes du type *c* restent incolores par ce traitement;

4° les *différences de forme des gousses mûres*, uniformément gonflées, lisses sans étranglements (*D*) ou noueuses, étranglées entre les graines, avec des contractions en nombre variable (*d*);

5° les *différences de coloration des gousses non mûres* qui ont une coloration allant du vert pâle au vert sombre (*E*) ou une coloration d'un jaune vif, visible aussi sur la tige, les nervures des feuilles et le calice (*e*);

6° les *différences de position des fleurs*, réparties le long de la tige et *latérales* (*F*) ou groupées en une courte grappe rappelant une fausse ombelle et *terminales* (*f*). En ce cas, très souvent la section transversale de la tige est plus ou moins élargie¹;

7° les *différences de longueur des tiges*. Mendel constate que la longueur des axes, qui varie beaucoup d'une forme à l'autre, constitue pour chaque forme un caractère constant, car ces axes n'offrent que des variations insignifiantes chez les plantes saines, cultivées en terrains comparables. En fait,

1. L'étude anatomique de cette dernière disposition qui caractérise *Pisum umbellatum* m'a prouvé que c'était une véritable fascie, au sens tératologique du mot. Cette monstruosité est totalement héréditaire avec des variations d'intensité dépendant de la nourriture.

les lignées de Pois qu'il a entre-croisées étaient très divergentes à ce point du vue, les *axes longs* (G) ayant de 6 à 7 pieds et les *axes courts* (g) ayant de $\frac{3}{4}$ de pied à 1 pied $\frac{1}{2}$.

Les expériences de croisement de Mendel ont été conduites avec beaucoup de soin et de méthode. Il s'est préoccupé, avec raison, des possibilités de l'intervention accidentelle de pollen étranger et pour contrôler les résultats donnés par les plantes cultivées dans le jardin à l'air libre, il mit en serre pendant la floraison un lot témoin ensemencé dans des pots. Il reconnut le danger des perturbations que pouvait apporter un petit Coléoptère destructeur des graines de Pois, le *Bruchus pisi*, dont la femelle dépose ses œufs dans les jeunes ovules en écartant la carène; aux tarse d'un exemplaire pris sur une fleur, il put remarquer à la loupe quelques grains de pollen. Il recommande de ne pas tenir compte des expériences faites dans les années où la Bruche du Pois apparaît en grand nombre.

Il observa aussi, dans quelques cas, le développement imparfait de certaines parties des fleurs laissant à découvert par leur avortement quelques portions des stigmates ou encore, par suite de l'absence de pollen, l'allongement extraordinaire du style qui porte le stigmate hors de la carène. Ces circonstances favorisent l'intervention de pollen étranger; heureusement, elles furent très rares chez les Pois suivis dans ses expériences; sur plus de 10.000 plantes très minutieusement observées, il n'y eut que quelques cas où une intervention de pollen étranger ne fut pas douteuse et comme on n'en observa aucune sur les plantes élevées en serre, il est très vraisemblable qu'il faut attribuer le succès à l'absence de Bruches qui n'y pénétrèrent point.

Les résultats généraux sont d'autant moins troublés par les accidents en question que les expériences sont faites en plus grand nombre, pourvu qu'on puisse les surveiller toutes avec soin. Les croisements réalisés par Mendel pour l'étude des 7 couples de caractères différentiels énoncés au paragraphe précédent porta sur les séries suivantes.

<i>Couples de caractères :</i>	Fécondations réalisées.	sur plantes
I Graines rondes (A) ou anguleuses (a)	60	15
II Graines jaunes (B) ou vertes (b). . .	58	10
III Episperme brun (C) ou blanc (c) . .	35	10
IV Gousse lisse (D) ou noueuse (d). . .	40	10
V Gousse verte (E) ou jaune (e). . . .	23	5
VI Floraison latérale (F) ou terminale (f)	34	10
VII Axes longs (G) ou courts (g). . . .	37	10

■
* *

Les résultats de ces expériences sont tout à fait probants :

Les hybrides obtenus n'ont pas offert de types intermédiaires entre les types souches. Alors que cette position intermédiaire avait été presque toujours la règle, dans les expériences antérieures faites avec différentes plantes d'ornement, pour quelques caractères particulièrement frappants, tels que la forme et la dimension des feuilles ou la pubescence de quelques parties, Mendel constate que dans beaucoup de cas et en particulier pour chacun des 7 couples de caractères de *Pisum* :

« l'un des deux caractères souches a une telle prépondérance qu'il est difficile ou complètement impossible de retrouver l'autre ». C'est la règle de dominance énoncée comme suit par Mendel :

Chacun des sept caractères hybrides, ou bien

s'identifie d'une façon si parfaite à l'un des deux caractères souches que l'autre échappe complètement à l'observation, ou bien lui ressemble tellement que cet autre ne peut être reconnu avec certitude. Cette constatation a une grande importance pour préciser les dénombrements et faciliter le groupement des formes offertes par les descendants des hybrides.

Dans la discussion qui va suivre, on appelle :

caractères dominants ceux qui passent chez l'hybride complètement, ou presque sans altération, et représentent eux-mêmes par conséquent des caractères purs ou hybrides ;

caractères récessifs ceux qui restent à l'état latent dans l'hybride. Le terme « récessif » a été choisi parce que les caractères ayant cet attribut s'effacent ou semblent disparaître complètement chez les hybrides, pour reparaitre sans modification chez leurs descendants.

L'ensemble des recherches a montré aussi qu'il est absolument indifférent que le caractère dominant soit apporté par la plante femelle ou par la plante mâle ; le type hybride est exactement le même dans les deux cas.

Gaertner (1849) et après lui Naudin (1863) avaient déjà affirmé l'*équivalence des hybrides réciproques*, c'est-à-dire des hybrides obtenus en utilisant alternativement chaque progéniteur pour père et pour mère. Cette règle n'est d'ailleurs pas générale : la dominance est une qualité de relativité entre deux caractères accouplés, indépendante des individus, des lignées et des variétés utilisées pour le croisement.

Ainsi, dans les croisements réciproques de Pois, le même caractère fut dans chaque couple dominant sur l'hybride, quelle que fût son origine. Voici la

liste de ces couples et leur répartition en dominants et récessifs :

<i>Dominant :</i>	<i>Récessif :</i>
I grain lisse et rond,	grain ridé anguleux ;
II embryon jaune,	embryon vert ;
III épisperme brun ou fleur colorée,	épisperme incolore ou fleur blanche ;
IV gousse uniforme,	gousse à étranglements ;
V gousse verte,	gousse jaune ;
VI grappe très lâche,	grappe en ombelle ;
VII plante élevée,	plante naine ;

Peu marqué ou exagéré, le caractère dominant peut avoir deux significations différentes : celle d'un caractère souche épuré ou celle d'un caractère hybride. L'examen de la génération suivante seul indiquera, dans chaque cas particulier, l'une ou l'autre signification ; en tant que caractère souche, le caractère dominant doit se transmettre sans changement à tous les descendants ; en tant que caractère hybride, il se comportera comme le caractère hybride de première génération. Voici la règle ;

« Les plantes qui, dans la première génération, possèdent le caractère récessif ne varient plus pour ce caractère ; elles restent constantes dans leur descendance.

« Il en est autrement de celles qui possèdent dans la première génération le caractère dominant. Les deux tiers d'entre elles donnent des descendants où les caractères dominants et récessifs se présentent dans le rapport de 3 à 1 et se comportent par conséquent exactement comme chez les hybrides de première génération ; le caractère dominant ne reste constant que sur un seul tiers des descendances. »

Mendel a noté quelques irrégularités qui atténuent légèrement la portée de ces conclusions. Le caractère de l'hybride ne fut pas toujours exactement celui de l'un ou de l'autre parent ; ainsi les pointillés bruns qui ornent les épispermes des graines de certaines variétés se fondent quelquefois en petites taches colorées qui sont plus accentuées que chez les parents et « le pointillé apparaît souvent, même quand il manque comme caractère souche ». De même, au point de vue de la taille, le croisement des deux individus ayant des tiges de 1 et de 6 pieds donne, sans exception et dans des expériences répétées, des axes dont la longueur varie entre 6 et 7 pieds $\frac{1}{2}$. Il faut sans doute rapprocher ce dernier résultat des affirmations de Darwin sur la bonne influence de la fécondation croisée au point de vue de la vigueur végétative et des inconvénients des unions consanguines.

Quoi qu'il en soit, la dominance du caractère de l'un des deux parents sur le caractère accouplé ne peut être, comme l'ont dit les Mendéliens et non Mendel, regardée comme une loi ; c'est une règle qui présente des exceptions et qui paraît, en ce qui concerne la taille et la vigueur des hybrides, limitée dans son application par l'influence directe du milieu ambiant et des circonstances qui accompagnent la fécondation illégitime.

Il n'en est pas de même pour la coloration des graines. Celle-ci est le résultat de la superposition de plusieurs caractères ; la coloration des embryons renfermés à l'intérieur des enveloppes, embryons qui constituent la deuxième génération, ne peut entrer en ligne avec la coloration de l'épisperme. La présence ou l'absence des pointillés bruns, leur étalement en taches ou macules appartient en propre à l'hybride porte-graines ; ce caractère se développe dans les assises épidermiques et sous-épidermiques

des ovules (exine et intine) et il est en corrélation étroite avec les caractères de coloration des fleurs et des macules brunâtres qui sont notées sur les tiges aux points d'insertion des feuilles. Sans doute, les enveloppes croissent et ne prennent leur forme, leur taille et leur couleur définitives qu'après la fécondation et la complète différenciation de l'œuf hybride en embryon; elles n'en conservent pas moins les caractères propres de la plante mère dont elles font strictement partie.

Des difficultés analogues ont dû se présenter pour le classement des hybrides d'après la forme des gousses mûres, arrondies ou ondulées et surtout pour le classement des individus d'après la coloration de la gousse non mûre, verte ou jaune. Ces remarques ne concernent pas en réalité la valeur intrinsèque de la règle de substitution des caractères de Mendel; elles sont plutôt la traduction d'un fait général dans toutes les sciences de comparaison : il existe une relation étroite entre la précision des résultats des expériences et la netteté de la différenciation des caractères étudiés.

Il faut naturellement ne pas prendre à la lettre l'affirmation de Mendel concernant la régularité de la disjonction des hybrides : « Pour chaque groupe de quatre plantes de chaque descendance hybride, il y en a trois qui offrent le caractère dominant et une le caractère récessif. » Cette règle n'a de valeur qu'à la suite de la sériation parallèle d'un nombre considérable d'observations de même ordre dont on additionne les données numériques; c'est l'expression d'une loi simple du calcul des probabilités et non d'une manifestation particulière de la disjonction des hybrides. Ainsi dans les gousses d'un Pois hybride dérivé du croisement d'un Pois à grains ronds et d'un Pois à grains ridés, il ne faut pas

s'attendre à trouver trois Pois ronds et un Pois ridé ; cette répartition localisée est plutôt l'exception que la règle ; mais si l'on groupe un nombre suffisant de dénombrements particuliers et en apparence désordonnés, on obtient des sommes de chiffres qui se rapprochent d'autant plus de la proportion 3 à 1 que le nombre des observations est plus considérable. Il faut donc exprimer cette règle, pour en faire un usage pratique, sous la forme suivante :

« Pour un nombre élevé de descendants, le rapport du nombre des individus de deuxième génération offrant le caractère dominant est au nombre des individus de même génération à caractère récessif comme 3 est à 1. »

La ségrégation numérique de la descendance hybride n'est donc qu'une forme particulière d'une loi du calcul des probabilités et c'est précisément une des causes de succès des essais de Mendel d'avoir réalisé ses expériences avec un nombre très élevé de plantes (10.000 environ) pour l'analyse d'un nombre relativement faible de couples de caractères différentiels (VII), surtout en tenant compte que les moins précis d'entre eux furent suivis avec moins d'intérêt et sur moins de plantes que les couples différentiels précis. La ségrégation est mise en évidence à la fois par la netteté des caractères accouplés et par le grand nombre des chiffres relevés pour les caractères qui offraient cette netteté.

Il y eut 60 fécondations croisées relatives à l'étude de la forme des graines ; 58 relatives à la couleur de ces mêmes graines qui donnèrent à raison de 4 ou 5 graines par gousse de 250 à 300 graines hybrides. Avec ces grands nombres, la disjonction apparaît clairement lorsque les caractères ne laissent prise à aucune ambiguïté.

Les 35 fécondations réalisées pour étudier la cou-

leur de l'épisperme fournirent de 120 à 150 plantes hybrides. La règle a pu être mise en évidence, mais avec une approximation moins précise. Or, le classement même des individus laissait une certaine ambiguïté en raison du polymorphisme du caractère qui n'était pas identiquement développé sur chacune des quarante graines portées par chacun d'eux. Imaginez que le dénombrement des graines de couleurs différentes ait eu lieu, non point plante par plante, mais sur les graines mélangées à la récolte, il eût été impossible de répartir dans leurs catégories véritables toutes les 5.000 à 6.000 graines de couleur brune, avec ou sans pointillés, avec ou sans taches, et de distinguer les plus pâles des graines blanches.

Ces observations montrent que le succès dans les dénombrements dérive presque toujours du soin pris, soit dans la distinction des caractères différentiels, soit dans l'analyse des circonstances qui accompagnent la mise en valeur des caractères, c'est-à-dire du nombre d'expériences correctes qu'il est possible de suivre avec une exactitude convenable. Si l'ensemble de ces conditions n'est pas rempli, il s'introduit de nombreuses causes d'erreurs qui limitent la valeur des résultats et autorisent toutes les discussions.

Aussi faut-il se garder de donner une importance égale à des essais faits avec des caractères physiologiques ou même avec les caractères de pelage des animaux qui varient avec l'âge, avec la saison et les conditions particulières de l'élevage, et aux essais provenant de lignées pures strictement auto-fécondées portant sur des caractères définis et fixés pour une étape de la croissance des plantes. Je n'hésite pas à croire que la cause première du succès des recherches de Mendel est dans le choix d'une plante pure, strictement auto-fécondée, dont les

caractères de variétés pouvaient être analysés sans difficultés sur l'embryon.

* *

Les nombres relevés par Mendel au cours de ses expériences ne laissent aucun doute sur ce point.

Expérience 1. — Croisement d'un Pois à graines rondes et d'un Pois à graines anguleuses.

En première génération F_1 , toutes plantes à graines rondes; dix ont été élevées pour l'étude de la disjonction en F_2 ; les résultats furent :

No d'ordre de F_1	Forme des graines réparties en F_2			
	Rondes		Anguleuses	
1	45	au lieu de [42]	12	au lieu de [14] ¹
2	27	—	[27] 8	— [9]
3	24	—	[24] 7	— [8]
4	19	—	[24] 10	— [8]
5	32	—	[33] 11	— [11]
6	26	—	[24] 6	— [8]
7	88	—	[87] 24	— [29]
8	22	—	[24] 10	— [8]
9	28	—	[24] 6	— [8]
10	25	—	[24] 7	— [8]
Total :	336		[333] 101	[111]

437

Proportions pour 100 : 75,1 au lieu de [75] et 24,9 au lieu de [25] ou comme 3,01 [au lieu de 3] est à 1.

Expérience 2. — Croisement d'un Pois à graines jaunes avec un Pois à graines vertes.

1. Les chiffres placés entre [] sont ceux que le calcul des probabilités permettait de prévoir.

En première génération F_1 , toutes plantes à graines jaunes; dix ont été élevées pour l'étude de la disjonction en F_2 ; les résultats furent :

N ^o d'ordre de F_1	Couleur des graines réparties en F_2	
	Jaunes	Vertes
1	25	11
2	32	7
3	14	5
4	70	27
5	24	13
6	20	6
7	32	13
8	44	9
9	50	14
10	44	18
	<hr/> 355	<hr/> 123
	<hr/> 478	

Proportions pour 100 : 73,8 au lieu de 75 et 26,2 au lieu de 25, ou comme 3,05 [au lieu de 3] est à 1.

Les chiffres précédents ont été relevés dès la seconde année des épreuves; il a fallu une troisième culture pour obtenir les résultats suivants :

Expérience 3. — Graines observées 929 dont :
à épiderme brun C 705 soit comme 3,15
blanc c 244 est à 1.

Expérience 4. — Gousses observées 1181 dont :
lisses D 882 soit comme 2,95
étranglées d 299 est à 1.

Expérience 5. — Plantes observées 580 dont :
à gousses non mûres vertes E 428 soit comme 2,82
— — jaunes e 152 est à 1.

Expérience 6. — Plantes observées 858 dont :
 à fleurs éparses *F* 651 soit comme 3,14
 — en ombelles *f* 207 est à 1.

Expérience 7. — Plantes observées 1064 dont :
 de taille élevée *G* 787 soit comme 2,84
 — naine *g* 277 est à 1.

En groupant les résultats de tous ces essais, la fréquence relative du caractère dominant par rapport au caractère récessif est comme 2,98 est à 1, chiffres bien voisins des proportions théoriques 3 à 1.

La troisième génération hybride F_3 , suivie dans les mêmes conditions, a fourni des documents nouveaux sur le mécanisme de la disjonction des caractères hybrides.

Les formes qui, dans la seconde génération (F_2), possèdent le caractère récessif ne varient plus à la troisième génération en ce qui concerne ce caractère; leur descendance reste indéfiniment stable. Autrement dit, les formes qui présentent le caractère récessif à la seconde génération ont fait un retour complet et définitif à l'un des deux parents et se comportent comme la lignée pure qui a fourni ce parent.

Il n'en est pas de même pour la plupart des plantes qui possèdent le caractère dominant à la seconde génération. Les *deux tiers* d'entre elles donnent des descendants qui offrent les caractères dominant et récessif, et cela dans le rapport de 3 à 1, comme pour les hybrides de seconde génération; pour le *tiers* restant, le caractère dominant persiste seul dans la descendance. Cette règle résulte de l'analyse des résultats numériques fournis par les expériences que Mendel a résumées comme il suit :

Expérience 8. — Forme des graines (*Aa*).

Sur 565 plantes provenant de graines rondes en (F_2) :

193 donnent uniquement des graines rondes ;

372 — des graines rondes et anguleuses (F'_3).

En F_2 , le nombre des individus stables est au nombre des hybrides comme 1,93 est à 1.

Expérience 9. — Couleur de l'embryon (Bb).

Sur 519 plantes provenant d'embryons jaunes en F_2 ;

166 donnent exclusivement des embryons jaunes (F_3) ;

353 — des embryons jaunes ou verts.

En F_2 , le nombre des hybrides est au nombre des individus stables comme 2,13 est à 1.

Les autres résultats peuvent être mis en tableau :

Expérience	Caractère en F_2 :	Disjonction en F_3		Rapport trouvé
		Stable	Hybride	
10. épiderme brun	(Cc)	36	64	1 : 1,78
11. gousses uniformes	(Dd)	29	71	1 : 2,45
12. gousses vertes	(Ee)	40	60	1 : 1,5
13. grappes lâches	(Ff)	33	67	1 : 2,04
14. taille élevée	(Gg)	28	72	1 : 2,57

Pour cette série de caractères, sauf pour le n° 13, les rapports s'écartent sensiblement du rapport 2 à 1 ; mais il fallait s'y attendre étant donné le petit nombre de plantes expérimentées (100). Mendel a recommencé l'expérience 12 qui avait donné le plus grand écart et il a trouvé dans la seconde épreuve 35 stables pour 65 hybrides.

Le rapport moyen 2 hybrides pour 1 stable paraît donc établi avec une précision suffisante, étant donné le petit nombre des observations faites.

Dans les limites de la précision que comportent des expériences de cette nature, on est en droit

d'admettre la vérification de la règle de disjonction de l'hybride qui s'écrit :

L'hybride $[Aa]$ en première génération donne :

$A + 2[Aa] + a$ en deuxième génération ;

$4A + 2[A + 2[Aa] + a] + 4a$ en troisième génération.

A partir de la troisième génération les vérifications de Mendel n'ont pu être suivies que sur un petit nombre de plantes. Elles furent poussées jusqu'à la sixième génération pour les couples de caractères $[Aa]$ et $[Bb]$; jusqu'à la cinquième pour les couples de caractères $[Cc]$ et $[Gg]$; jusqu'à la quatrième, pour les couples de caractères $[Dd]$, $[Ee]$, $[Ff]$, sans qu'aucune anomalie n'ait été observée. Mendel était donc en droit de conclure :

« Il est maintenant évident que les hybrides de chaque couple de caractères différentiels donnent des graines dont une moitié reproduit la forme hybride, tandis que l'autre donne des plantes qui restent constantes et prennent, par parties égales, les unes le caractère dominant, les autres le caractère récessif. »

Les conséquences vérifiées dans la série des générations successives donnent lieu aux règles de disjonctions qui résument ce chapitre important :

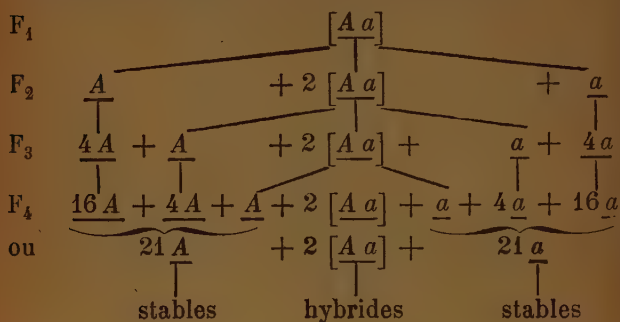
La première génération hybride correspondant au groupement sur un individu, du couple de caractères différentiels A dominant et a récessif donne le complexe $F_1 : [Aa]$ dont le terme A est seul visible (Règle de dominance).

La seconde génération fait apparaître la disjonction des caractères accouplés et s'écrit

$$F_2 : A + 2[Aa] + a$$

où A et a sont épurés et stables, $[Aa]$ étant le symbole de l'association hybride.

Dans la série des générations, les éléments épurés croissent en importance, les représentants hybrides s'éliminent peu à peu pour donner en définitive le tableau suivant de disjonction de l'hybride et de sa descendance faisant retour aux types souches :



CHAPITRE VIII

Les caractères de variétés et leur transmission héréditaire.

Irrégularités des croisements de Haricots. — Conditions favorables présentées par les Orges de Brasserie: technique expérimentale des croisements. — Résultats obtenus par le croisement des variétés d'une même espèce élémentaire; par le croisement de variétés dérivées de deux espèces élémentaires différentes. — Plantes hétérozygotes; causes de leur stabilité. — Utilisation des règles de Mendel pour l'appréciation des affinités des lignées.

Variétés et anomalies; leur classification d'après Moquin-Tandon. — Modes d'hérédité alternante présentés par les variétés de coloration, de pilosité, de consistance, de taille. — Modes d'hérédité alternante présentés par les anomalies graves: fascies, bourgeonnement foliaire, pélorie, duplication et avortement.

Théorie de la présence et de l'absence d'un caractère.

Les types de *Pisum* utilisés par Mendel pour ses études de croisement appartiennent à des variétés peu divergentes et les métis obtenus ont conservé la fécondité des parents. Les essais du même savant, exécutés avec les Haricots, sont beaucoup moins complets et sur divers points contredisent les résultats précédents. J'attribue les causes d'insuccès à la grande divergence des types croisés, classés dans deux espèces *Phaseolus nanus* et *Phaseolus multiflorus* et surtout à la stérilité relative de leurs hybrides. Il me paraît intéressant d'exposer avec quelques détails les résultats de croisements

réalisés avec des formes appartenant à des groupes spécifiques de plus en plus divergents, dont les hybrides conservent une fécondité suffisante pour fournir des statistiques valables.

Depuis 1906, en vue d'une étude systématique complète du groupe *Hordeum* et de la production de semences de choix, j'ai réalisé méthodiquement des hybrides entre diverses espèces et variétés d'Orges. Leur descendance suivie pendant six générations offre une ségrégation des caractères en accord, dans ses traits généraux, avec les lois de Mendel. L'exposé de ces essais fournira à la fois un exemple des précautions à prendre pour conduire des recherches de cette nature et un aperçu des difficultés à résoudre dans la discussion de chaque cas particulier.

L'hybridation est facile à réaliser dans le cas de l'Orge. Les épis destinés à fournir les éléments femelles sont castrés de très bonne heure, alors qu'ils sont encore enfermés dans la gaine de la feuille supérieure; ils sont dégagés avec précaution en évitant autant que possible de fendre la gaine dont les tissus ne sont pas encore résistants. Il est indispensable de supprimer tous les épillets qui ne sont pas destinés à être pollinisés et, en particulier chez les Orges à deux rangs, les épillets avortés où les étamines sont à peine esquissées par de légers bourrelets; il n'est pas rare, et ce fait est constant pour plusieurs formes, que les épillets, dits stériles parce que l'ovaire est avorté, donnent des

1. Les instruments nécessaires à ces opérations sont peu nombreux et il est facile de se les procurer; une paire de ciseaux de dissection à pointes fines, une paire de pinces légères en acier, une aiguille plate, une lampe à alcool, des tubes de papier parcheminé préparés à l'avance et du fil de laiton très souple avec un nombre suffisant de tuteurs en bambou.

étamines tardives et à demi fertiles dont le pollen pourrait troubler les résultats des croisements. La castration des épillets fertiles entraîne des perturbations dans la croissance générale et par une sorte de balancement dans le développement des organes, peut-être aussi par l'excitation à la croissance causée par la mutilation des épillets voisins, quelques étamines qui devraient rester au stade de simple moignon croissent au point d'atteindre un développement normal; elles pourraient donner lieu à des autofécondations.

Dans toutes mes expériences, j'ai eu soin d'enfermer les épis castrés dans des tubes de papier parcheminé et pour éviter de détacher les épillets très fragiles il est prudent de faire passer l'épi et la gaine correspondante à l'intérieur d'un de ces tubes, long de 15 centimètres, large de 2 centimètres, avant les premières opérations de castration.

Elles commencent par une rangée d'épillets à la fois et de bas en haut; l'opérateur ouvre successivement chaque épillet en fixant la glumelle inférieure avec une aiguille plate et en écartant la glumelle supérieure avec un doigt qui fait pression sur la barbe résistant à la façon d'un ressort tendu; avec des pinces à pointes fines, il enlève très rapidement les trois étamines de chaque épillet.

Il importe que les étamines soient encore vertes, de trois millimètres au plus au moment de leur élimination. Les épillets de la base de l'épi sont toujours plus tardifs que ceux du milieu de l'épi et il arrive qu'on commence la castration d'un épi trop avancé. On s'en rend compte à la couleur jaune-verdâtre des anthères des épillets mûrs qui s'écrasent sous la pression des pointes de la pince. Il faut supprimer l'épi en question des expériences et avoir soin de flamber les pointes de la pince en les passant dans la flamme de la lampe à alcool,

pour détruire le pollen qui pourrait y rester adhérent.

Lorsque tous les épillets sont ou enlevés ou castrés, on réintroduit avec précaution l'épi, dont les barbes sont réunies en faisceau, dans la gaine de la feuille qui les renfermait et par un mouvement de glissement de bas en haut, on amène le tube de papier à recouvrir l'ensemble, gaine et épi; puis on ferme les extrémités inférieure et supérieure du tube avec du fil de laiton souple.

L'épi est maintenu dans cet état d'isolement durant six à huit jours, selon la sécheresse et la chaleur. Il n'y a pas d'inconvénient à ce que les épis voisins et de même âge que l'épi castré aient terminé leur floraison avant de procéder à la pollinisation artificielle; les stigmates des fleurs castrées épanouis en l'attente du pollen se prêtent mieux à la réception du pollen apporté par l'expérimentateur.

Les épis qui donnent le pollen doivent être choisis avec soin sur des plantes vigoureuses et au début des premières floraisons; les étamines des épillets situés au milieu des épis sont jaunes et s'écrasent à la moindre pression des pinces; il faut donc flamber les pinces avant chaque opération. La pollinisation s'opère commodément en introduisant dans chaque fleur castrée une anthère bourrée de pollen mûr; comme il y a trois anthères par fleur mûre, on arrive facilement à polliniser les vingt fleurs castrées d'un épi avec les étamines de huit fleurs à point de l'épi choisi pour mâle.

Il arrive parfois que certaines fleurs femelles ont été pollinisées accidentellement au moment de leur castration; l'intervalle de 6 à 8 jours laissé entre la castration et la pollinisation suffit amplement pour déterminer la fécondation et le gonflement des ovaires; les stigmates de ces fleurs sont fanés et il faut supprimer l'épi correspondant. Lorsque les opérations sont correctes, l'épi pollinisé est recou-

vert du tube de papier parcheminé que l'on fait glisser le long du chaume avec précaution et qui est fermé de nouveau aux extrémités par des attaches en fil de laiton flexible.

Avec ces précautions, j'ai réussi souvent à obtenir jusqu'à 16 graines hybrides sur un seul épi dont vingt fleurs étaient castrées. Ce résultat prouve que, dans le cas de l'Orge, la position de l'épillet sur l'épi n'a pas d'influence sur la réussite du croisement; les ovaires des épillets médians sont plus précoces et mieux nourris; les ovaires des épillets inférieurs et supérieurs ont une maturité plus tardive et sont moins bien alimentés; malgré les différences de croissance, je n'ai pu constater aucune variation dans la dominance, ni dans la ségrégation des caractères des hybrides en relation avec les conditions particulières réalisées dans la fécondation croisée.

Voici quelques-uns des résultats obtenus :

EXEMPLE I. — Croisement d'*Orges à deux rangs à épis arqués* (*Hordeum distichum nutans*) (1906).

<i>Bohémia</i>	×	Lignée 0.236
Grains α à nervures dorsales latérales lisses (fig. 14 α).		Grains β à nervures dorsales latérales à épines (fig. 14 β).

Le croisement direct (*Bohémia* \times 0.236) a donné 11 grains hybrides et le croisement réciproque (0.236 \times *Bohémia*) 14 grains hybrides. En F_1 (1907), j'ai obtenu 10 et 12 plantes très vigoureuses, uniformes, légèrement plus tardives que les deux parents, ce qui tient sans doute à la vigueur exceptionnelle des lignées croisées. Toutes portaient des grains couverts d'épines aussi bien marquées que dans la lignée 0.236. Le caractère grains à épines est nettement dominant.

En F_2 , une première culture faite en 1907 prove-

nant de 60 grains récoltés sur les trois épis les mieux développés de chacun des hybrides directs a montré la disjonction :

$$F_2 : \text{Bohémia} \times 0.236$$

Plantes F_1	Descendants	à grains β	à grains α
1.	51	39	12
2.	56	41	15
3.	49	38	11
4.	51	39	12
5.	51	42	9
6.	50	39	11
7.	55	39	16
8.	56	37	19
9.	52	36	16
10.	53	42	11
Trouvé	524	392	132
Calculé	[520]	[390]	[130]

$$F_2 : 0.236 \times \text{Bohémia}$$

Plantes F_1	Descendants	à grains β	à grains α
11.	53	42	11
12.	49	34	15
13.	52	43	9
14.	53	41	12
15.	53	37	16
16.	50	39	11
17.	54	41	13
18.	56	44	12
19.	52	38	14
20.	50	36	14
21.	55	47	8
22.	52	39	13
Trouvé	629	481	148
Calculé	[640]	[480]	[160]

Ce tableau montre que dans chaque descendance individuelle la répartition des plantes à grains couverts d'épines (β) et des plantes à grains lisses (α) est assez variable, l'écart des chiffres trouvés avec les chiffres calculés peut atteindre 40 pour 100, par exemple pour la plante 9. Mais ces écarts s'atténuent d'une manière remarquable lorsqu'on réunit les résultats d'une même épreuve et les déviations à la règle de ségrégation de Mendel, 3β pour 1α , sont à peine sensibles. Sur 524 descendants on trouve 392 β et 132 α ; le calcul donne pour 520 descendants 390 β et 130 α . Les chiffres trouvés s'accordent avec les chiffres calculés à moins de 1 pour 100 près.

Les mêmes observations sont valables pour l'hybride réciproque $0.236 \times Bohémia$ où les descendance des plantes 13 et 21 par exemple donnent des déviations de la moyenne en des sens tout à fait opposés qui pourraient être exprimées par les rapports 5 à 1 et 2 à 1, au lieu du rapport 3 à 1. La somme des résultats fournis par les 12 descendants sont voisins des chiffres calculés, 629 au lieu de [640], 481 au lieu de [480] et 148 au lieu de [160].

Néanmoins il y a un léger excès de descendants à caractères maternels, bien marqué dans cette épreuve, la concordance des chiffres trouvés et calculés n'étant pas plus approchée que de 8 pour 100. C'est un fait très fréquent pour les croisements de l'Orge sur lequel j'ai eu l'attention attirée dès le début de mes recherches.

J'ai fait une contre-épreuve en 1908 des résultats obtenus en 1907 en cultivant 40 graines de chacune des plantes F_1 13 et F_1 21; les disjonctions trouvées, 30 β pour 8 α dans le premier cas, 29 β pour 9 α dans le second, se rapprochent davantage des chiffres théoriques [30] et [10] avec une très légère tendance en faveur du caractère dominant β . Il n'est pas douteux que cette tendance existe et elle me paraît con-

firmement l'opinion générale que le caractère présence d'épines sur les nervures latérales dorsales des grains de l'Orge est un caractère ancestral que les lignées hybrides font apparaître de préférence.

Il fallait s'assurer que les plantes à caractère α récessif étaient bien pures à ce point de vue. Les cultures ont été poursuivies pendant 4 générations successives, portant chaque fois sur 60 grains pris à raison de 3 par épi sur chaque lot de récessif F_2 . En aucun cas, je n'ai trouvé de retour à la forme à épines et je crois pouvoir affirmer que, toutes conditions de culture et de climat étant maintenues aussi uniformes que possible, les récessifs de ce croisement en particulier restent stables.

De même la culture des plantes à caractères dominants faite dans les mêmes conditions a donné lieu à des ségrégations de plantes à caractères β fixés pour un tiers et à caractères β hybrides pour $2/3$. Il me paraît inutile de donner le tableau des chiffres trouvés, la règle de Mendel étant observée avec une légère augmentation de la proportion des β .

Exemple II. — Croisement d'Orges à deux rangs à épis arqués (*Hordeum distichum nutans*) (1906).

Lignée 0.236	×	Lignée 0.431
Grains β à axe d'épillet couvert de poils longs (fig. 13 e).		Grains δ à axe d'épillets couvert de poils courts (fig. 13 n).

Les grains de ces deux lignées portaient tous des épines nombreuses sur les deux nervures latérales dorsales et dans la descendance de leurs hybrides je n'ai observé aucune déviation à la transmission de ce caractère. Ils diffèrent par la forme et le nombre des poils qui couvrent les axes d'épillets, caractères de variétés tout à fait stables dans les lignées croisées.

Les croisements ont été réalisés en 1907 et donnèrent :

Croisement direct : 0.236×0.431 , 8 graines hybrides;

Croisement réciproque : 0.431×0.236 , 14 graines hybrides.

Les cultures F_1 furent difficiles, le terrain n'étant pas très ameubli ; j'ai obtenu 7 plantes du premier lot et 9 du second, soit 16 plantes très homogènes, toutes identiques d'aspect à la floraison et dans leur maturation qui fut aussi précoce que celle du plus précoce des parents, à savoir le 0.236. Sur tous les épis et tous les grains de ces 16 plantes les axes d'épillets ne portaient que des poils longs et lisses, brillants, un peu plus fournis même que sur le parent 0.236. Le caractère poils longs domine donc le caractère poils courts, ramifiés et enroulés en tire-bouchon ; cette règle est d'ailleurs générale, et je l'ai vérifiée par des croisements réalisés avec les variétés des autres espèces élémentaires d'Orges de mes cultures.

Les cultures de la deuxième génération ont été faites pour toutes mes épreuves d'hybrides d'Orges avec 60 grains prélevés sur chaque hybride F_1 . En voici les résultats :

$$F_2 : 0.236 \times 0.431$$

Plantes F_1	Descendants	à grains β	à grains δ
1.	47	38	9
2.	52	41	11
3.	49	35	14
4.	45	40	5
5.	49	38	11
6.	51	37	14
7.	50	33	17
Trouvé	343	262	81
Calculé	[344]	[258]	[86]

Plantes F_1	$F_2 : 0.431 \times 0.236$		
8.	38	24	14
9.	37	26	11
10.	44	33	11
11.	45	29	16
12.	51	42	9
13.	45	37	8
14.	53	43	10
15.	49	38	11
16.	44	32	12
Trouvé	406	304	102
Calculé	[408]	[306]	[102]

Les résultats sont suffisamment concordants pour justifier l'application de la règle mendélienne. Les vérifications faites sur les générations ultérieures ont confirmé cette conclusion.

Exemple III. — Croisement d'*Orges à deux rangs à épis dressés* (*Hordeum distichum erectum*).

lignée 0.501 \times lignée 0.631

Grains α à nervures dorsales latérales sans épines.	Grains β à nervures dorsales latérales à épines.
---	---

Le croisement direct et le croisement réciproque ont été réalisés en 1906 pour l'analyse des combinaisons héréditaires de deux lignées convenant à la culture dans les terrains lourds et fertiles où les Orges à épis arqués ont une forte tendance à la verse. Ces deux formes ont une grande ressemblance, tant par leurs caractères de précocité que par la chute des barbes qui se détachent de la pointe des grains avant la maturation complète.

En F_1 , le croisement direct et le croisement réciproque ont donné des plantes identiques avec des

grains à épines β dont j'ai suivi la descendance pour 7 d'entre elles :

$$F_1: 0.501 \times 0.631$$

Plantes F_1	Descendants	à grains β	à grains α
1.	46	11	35
2.	45	31	14
3.	51	39	12
Trouvé	142	81	61

$$0.631 \times 0.501$$

4.	47	31	16
5.	41	30	11
6.	45	38	7
7.	45	39	6
Trouvé	178	138	40

L'ensemble des résultats peut être, avec beaucoup de bonne volonté, mis sous la forme de la disjonction *mendélienne*, mais les proportions sont beaucoup plus voisines de la ségrégation 2 : 1 que de la ségrégation 3 : 1. On est ainsi conduit à supposer que l'une des deux lignées était déjà *hybride* au point de vue de la répartition des caractères présence et absence d'épines. Ce fait est confirmé par la fréquence des retours à épines des lignées appartenant à la variété *Hordeum distichum erectum* α et j'ai pu constater par de nombreuses épreuves ultérieures que la ségrégation n'est pas régulière dans les exemples de croisements où intervient cette Orge à épis dressés.

Tout se passe comme si le groupe des formes appartenant à l'espèce élémentaire *Hordeum distichum erectum* était dérivé du croisement d'une forme pure *H. distichum erectum* α , à grains sans épines, avec des lignées pourvues d'épines de l'espèce élémentaire polymorphe *H. distichum nutans*.

Avant de passer à l'examen de cette hypothèse, j'insiste sur les divergences notables à la règle de disjonction offertes par chaque descendance particulière. La descendance de la plante 1, par exemple pourrait faire croire, si elle était isolée, à la dominance du caractère α sur le caractère β , résultat contraire à ceux fournis par toutes les autres descendances obtenues dans les mêmes conditions.

Les Mendéliens affirment dans les cas analogues que l'un des deux parents est *hétérozygote*, c'est-à-dire *impur* et dans le croisement en question, ce serait la lignée 0.631 qui offrirait cette particularité.

Ainsi, dans les cas où les règles numériques de ségrégation mendélienne ne concordent pas avec les proportions 3 : 1, l'expérimentateur se trouve en présence de ségrégations très divergentes selon les plantes hybrides F_1 dont il étudie la descendance. C'est un indice commode et d'application générale de l'impureté, l'ascendance de l'un ou même parfois des deux parents étant déjà hybride en ce qui concerne le couple des caractères étudiés.

Pour mieux faire comprendre l'intérêt de ce cas particulier je donne les résultats d'un autre exemple :

Exemple IV. — En 1906, j'ai combiné par le croisement les deux espèces élémentaires *Hordeum distichum nutans* et *Hordeum distichum erectum*. La fécondation entre espèces différentes réussit avec moins de succès que les fécondations entre lignées de la même espèce élémentaire, fait qu'on ne peut attribuer exclusivement à des différences marquées dans la précocité de la floraison des formes *erectum*, dont les épis évoluent plus rapidement que ceux de la forme *nutans*.

Les divergences sont d'autant plus marquées qu'on choisit pour la combinaison sexuelle les plantes les plus différentes par l'ensemble des caractères de la

végétation. La sorte 0.63/ est une des plus précoces de toutes mes lignées en cultures; la sorte 0.190, isolée dans un lot d'*Orges de Bourbourg*, est parmi les plus tardives. Dans l'essai de croisement tenté en 1906, j'obtins seulement 4 grains féconds pour le croisement $0.190 \times 0.63/$ et 3 grains féconds pour le croisement réciproque $0.63/ \times 0.190$; 6 plantes hybrides seulement arrivèrent à la floraison F_1 , plantes très vigoureuses et tardives donnant jusqu'à 15 tiges chacune avec un avortement partiel des derniers épis développés. Toutes les plantes offrent le caractère *présence d'épines* sur les nervures latérales des grains, sans aucune déviation pouvant être classée dans la ségrégation en mosaïque des caractères.

$$F_2 : 0.190 \times 0.63/$$

Plantes F_1	Descendants	à grains β	à grains α
1.	52	25	27
2.	54	27	27
3.	42	26	16
Trouvé	148	78	70

$$0.63/ \times 0.190$$

4.	39	21	18
5.	44	24	20
6.	43	16	27
Trouvé	126	61	65

Les proportions de descendants de chaque sorte sont équivalentes; la ségrégation au point de vue du caractère des épines a lieu suivant la formule 1 : 1.

Les Mendéliens qui se trouvent en présence de semblables résultats donnent l'explication suivante, qui est plausible dans le cas en question.

Imaginons que la sorte 0.631 ne soit pas une forme pure et que le caractère grains pourvus d'épines soit la manifestation de l'existence de cellules mères de grains de pollen ou d'ovules ayant toutes une constitution schématique représentée par (Aa) , où A est présence d'épines et a absence d'épines; le caractère A apparaît seul et fait croire à la fixité de la lignée aussi longtemps qu'aucun trouble n'est apporté à la propagation.

L'hybridation avec la forme pure 0.190, dépourvue d'épines, fait intervenir des cellules mères d'ovules et de pollen ayant la constitution (aa) . Décomposons les combinaisons possibles, après la formation du pollen et la différenciation des sacs embryonnaires.

0.631 apporte pollen :	A	a	ovules :	A	a
	↓	↓		↓	↓
				↓	↓
0.190 — ovules :	<u>a</u>	<u>a</u>	pollen :	<u>a</u>	<u>a</u>
qui se combinent en :	(Aa)	(aa)		(Aa)	(aa)

soit 50 p. 100 de plantes offrant le caractère dominant et 50 p. 100 offrant le caractère récessif.

Si le raisonnement est juste, les plantes sans épines doivent être de purs récessifs et ne donner en aucun cas des retours à grains épineux. Je l'ai vérifié en 1909 pour six plantes dont je cultivai cette année 60 descendants; je poursuivis l'épreuve en 1910 en examinant attentivement 1.000 plantes environ de chaque lignée; puis sur des nombres encore plus étendus en 1911 et en 1912, sans observer le moindre retour au caractère épineux. Il est, comme je l'ai dit page 43, beaucoup plus facile de vérifier l'homogénéité absolue que de suivre l'hétérogénéité et c'est pourquoi j'ai adopté ce mode de justification.

Quant à l'hétérozygote 0.631, il resta stable dans les limites habituelles de l'expérimentation, c'est-à-dire dans la culture suivie sur 1.000 plantes pendant

les quatre années de 1909 à 1912 inclus; mais l'intensité du caractère *développement des épines* paraît être liée à la sécheresse de l'atmosphère à l'époque de la formation des épis. Autrement dit, une observation soutenue permet à l'expérimentateur de se rendre compte, par la variabilité des caractères accessoires, de la pureté relative des lignées; fussent-elles stables au sens propre du mot, elles offrent des différences dans la fixité, différences qu'il faut bien connaître pour la sélection des types à propager.

Il reste à expliquer l'absence de disjonction de l'hétérozygote 0.631. Ce phénomène n'est pas spécial à l'Orge; presque tous les hybrideurs de Pois, de Tabacs, de Primevères, de Vers à soie, de Lapins, de Cobayes et de Poules en ont rencontré des exemples. Dans le cas particulier de l'Orge 0.631, l'hypothèse la plus plausible est d'admettre que dans lutte pour la fécondation entre les grains de pollen porteurs des caractères α et β qui se forment dans les anthères de cette sorte, le pollen α l'emporte lorsqu'il s'agit de féconder un ovule porteur du caractère β et le pollen β l'emporte lorsqu'il s'agit de féconder un ovule porteur du caractère α . Les avantages de la fécondation croisée sur la fécondation directe se manifesteraient par la réalisation constante du complexe œuf (Aa).

Il faut remarquer, en effet, que les proportions équilibrées prévues par les règles de Mendel ne sont valables que si le hasard seul détermine la fusion des éléments sexuels dans la fleur hybride. Il en serait probablement ainsi, si l'ovaire de la fleur de l'Orge renfermait un nombre suffisant d'ovules pour le développement d'une forte proportion des grains de pollen fournis par la même fleur; mais dans les Céréales, un seul ovule est disponible pour les centaines de grains de pollen qui sont capables de

germer et il s'établit certainement une lutte entre eux, lutte au cours de laquelle les avantages de la fécondation croisée peuvent être mis en valeur.

On peut aussi expliquer par cette hypothèse le fait que des variations marquées dans la stabilité des formes hétérozygotes sont constatées lorsqu'on propage les formes sous des climats différents. On sait par exemple que les Blés de Taganrog, du Sud de la Russie, donnent des formes très voisines du Blé dur lorsqu'on les cultive en Algérie et des formes voisines des Blés Poulards lorsqu'on les cultive en Limagne; les modifications dues au climat s'expliquent par les avantages qu'éprouvent l'une ou l'autre sorte de grains de pollen, selon les différences très marquées de maturation des épis dans ces deux régions.

EXEMPLE V. — J'ai réalisé fréquemment le croisement d'une Orge à deux rangs à grains nus (*Hordeum distichum nudum*) avec de nombreuses formes d'Orges à deux rangs à grains enveloppés, cultivées dans l'Europe occidentale. Les Orges à grains nus paraissent avoir été très appréciées au XVIII^e siècle pour la production des Orges mondées et elles sont cultivées depuis les temps les plus reculés dans les plaines de l'Inde, au pied de l'Himalaya; elles diffèrent des autres Orges à deux rangs par leurs feuilles très larges, leurs chaumes creux et faibles, résistant mal à la verse et par une précocité remarquable, en ce sens qu'avec une floraison contemporaine de celle des lignées d'Europe, on peut régulièrement les récolter dix jours plus tôt.

Les Orges à grains nus portent toutes de nombreuses épines sur les nervures latérales dorsales des grains; parfois même on en observe plusieurs rangées comme sur les grains de l'Escourgeon (fig. 13*t*). Croisées avec des formes à grains envelop-

pés et dépourvus d'épines, elles ont toujours montré la dominance très marquée du caractère épineux.

Or, les produits de ces croisements, qui donnent d'ailleurs naissance à des lignées à rachis fragiles et à des lignées à épis plus ou moins avortés, symptômes de grandes divergences spécifiques entre les formes combinées par l'hybridation, ne fournissent en aucun cas des retours à des lignées pures portant des grains lisses. Les épines sont visibles, plus ou moins marquées, sur la grande majorité des épis récoltés sur des plantes ayant eu dans leur ascendance l'*Hordeum distichum nudum*; mes observations ont été faites pendant cinq générations successives, au cours desquelles j'avais séparé les plantes dont les grains paraissaient les plus voisins des grains sans épines; mes efforts d'isolement de lignées à grains sans épines, c'est-à-dire de lignées récessives pour ce caractère, ont été vains.

Ces résultats ont été exposés, avec des preuves à l'appui, le 29 mars 1909 à l'Académie des Sciences de Paris et depuis cette date, tous mes essais n'ont fait que confirmer les résultats bien nets que j'avais obtenus dès cette époque. Les conclusions de mon Mémoire peuvent être reproduites sans atténuation de leur portée, générale pour les Orges.

« Le croisement de lignées d'Orges pédigrées différant par le couple de caractère présence d'épines et absence d'épines sur les nervures latérales des grains donne lieu aux résultats suivants :

1° Dans tous les cas, le caractère épine domine en première génération et le plus souvent *il y a disjonction*; la descendance des plantes hybrides en deuxième génération renferme à la fois des individus à épines et des individus sans épines.

2° Dans tous les cas, le pourcentage des individus à épines est plus élevé que celui des individus sans épines, fait en accord avec la règle de Mendel.

3° Lorsque les affinités des lignées croisées sont très étroites, les proportions entre les nombres d'individus à caractères dominants et les nombres d'individus à caractères récessifs concordent avec les proportions théoriques déduites de la règle de Mendel.

4° Les hybrides résultant du mélange d'espèces linnéennes distinctes (*nutans*, *erectum*, *nudum*), bien que fertiles et offrant la disjonction des caractères, fournissent des pourcentages nettement différents de ceux que permet de prévoir la règle de Mendel. »

*
* *

Les formes de l'espèce qui se comportent dans la série de leurs croisements entre elles selon les règles de la ségrégation mendélienne ont été désignées par de Vries sous le nom de *variétés régressives*. Il y a lieu de chercher les caractères généraux de ces variétés, afin d'habituer l'étudiant à faire un classement *a priori* des individus sur lesquels il expérimente, la justification de ce classement devant être fournie par la vérification expérimentale plus ou moins parfaite des règles de Mendel.

Dans ses *Éléments de Tératologie végétale* (1841), Moquin-Tandon a fait une distinction générale entre les variations brusques, indépendantes en apparence des conditions ambiantes et affectant quelques rares individus de l'espèce et les variations présentées par la grande majorité des individus qui font en quelque sorte partie des caractères spécifiques. Il donne le nom d'*anomalie* à toute modification extraordinaire dans la formation ou le développement des organes, indépendamment de toute influence sur la santé ; ce sont toujours des faits accidentels et rares, qui entraînent des modifications légères ou graves.

Les anomalies graves, désignées sous le nom de *monstruosités* sont plus ou moins complexes, déterminent des difformités plus ou moins marquées et

rendent difficile ou impossible l'accomplissement des fonctions.

Les *variétés* en général paraissent simples ; elles ne produisent pas de difformités et ne mettent aucun obstacle à l'accomplissement des fonctions.

Puisque nous admettons la fertilité complète des lignées, il faut ranger les variétés régressives dont nous devons étudier les propriétés héréditaires dans cette seconde catégorie des modifications du type spécifique.

Or, Moquin-Tandon distingue d'après leur stabilité trois degrés dans la persistance des caractères de variétés :

Les *variations* sont d'après lui toutes les déviations légères du type spécifique produites par le sol, l'ombrage, le climat, qui cessent d'exister quand ces influences disparaissent ; les *variétés* se conservent malgré les circonstances et peuvent se transmettre par bouture et par marcotte. Il donne le nom de *racés* à toutes celles qui persistent malgré les influences étrangères et se propagent par graines. L'usage veut qu'à ce mot *race*, dont l'emploi est trop général, nous substituions celui de *variétés héréditaires*.

Les variétés en général rentrent dans quatre classes :

1° *Celles relatives à la couleur*. — Le pigment des parties végétales (et nous pouvons ajouter animales) peut être plus ou moins abondant ou même manquer complètement ; il peut aussi être modifié par une altération permanente donnant lieu à une autre teinte ; d'où les catégories de *variétés* par disparition de la coloration ou *albinisme*, par apparition ou augmentation de la coloration ou *chromisme*, par changement de la coloration ou *altération*.

2° *Celles relatives à la pilosité*. — Le développement des poils est variable avec le milieu, réduit en général par l'élevage en terrains gras et humides,

sur les plantes qui vivent à l'ombre ou dans les plaines, alors qu'il est exagéré dans les terrains secs et ensoleillés ou sur les hautes montagnes. La villosité varie aussi beaucoup avec l'âge. Abstraction faite de ces variations, il y a des formes caractérisées par la diminution presque complète, allant jusqu'à la disparition, qui rentrent dans la catégorie dite *glabrisme* et d'autres offrant l'apparition ou l'augmentation notable qui rentrent dans la catégorie dite *pilosisme*. Dans l'une ou l'autre catégorie on connaît des variétés héréditaires.

3° *Celles relatives à la consistance*. Toutes les circonstances qui tendent à limiter ou à augmenter la dureté des membranes cellulaires et des leucites qui y sont contenus donnent lieu à des variations classées dans les catégories *ramollissement* ou *induration*. Il en existe des variétés héréditaires très importantes au point de vue de l'alimentation ; la plupart des racines légumes rentrent dans la catégorie du ramollissement.

4° *Celles relatives à la taille*, qui sont dues à la diminution ou à l'augmentation, générale ou particulière à certains organes. Ces variations de volume sont parmi les plus communes ; on en connaît beaucoup d'exemples qui sont des étapes fixées et héréditaires appartenant aux catégories *nanisme* et *gigantisme*.

Rentrent enfin dans la catégorie des *variétés*, certaines modifications, classées par Moquin-Tandon dans les anomalies graves, mais qui dans beaucoup de cas n'altèrent pas notablement la santé des individus ou des lignées qui en sont affectées :

Les *hypertrophies* et les *avortements* de certains organes superficiels ou appendiculaires ;

Les *altérations de forme* avec les principales catégories nommées *déformations*, *pélories* et même *métamorphoses* ;

Les *modifications de disposition* comprenant les *soudures*, les *disjonctions* et les *déplacements* d'organes;
 Les *changements de nombre* par *avortement* ou par *multiplication*.

Dans toutes ces catégories on connaît des *variétés héréditaires* qui se comportent, au point de vue de la transmission aux descendants, selon les règles mendéliennes. Il est commode d'utiliser ces distinctions pour exposer avec clarté les cas nombreux de Mendélisme qui ont été étudiés au cours des quinze dernières années.

Variétés de coloration. — Ce sont les plus frappantes et les plus étudiées. Mendel et Tschermak ont montré la dominance de la coloration rouge, ou pourpre, des Pois sur la coloration blanche, caractères très visibles sur les fleurs, mais bien marqués aussi sur les graines et les tiges. Le nombre des genres de plantes et d'animaux qui ont montré l'alternance des couleurs par des croisements convenables est très considérable. La liste suivante donne quelques-uns des auteurs qui ont fourni sur ce sujet des résultats importants :

Variétés de colorations

Genres	Étudiés par
Muflier (<i>Antirrhinum</i>).	Miss Wheldale, Baur.
Pois de senteur (<i>Lathyrus</i>).	Correns, Tschermak, Bateson, Gregory.
Giroflée (<i>Matthiola</i>).	Correns, Miss Saunders.
Maïs, (<i>Zea</i> graines).	Correns, De Vries, East, Shull, Lock, Blaringham, etc.
Blés, Orges, Avoines.	Vilmorin, Biffen, Nilsson-Ehle, Blaringham, etc.
Souris, Rats.	Cuénot, Castle, Darbishire, Doncaster, etc.
Lapins.	Hurst, Loisel, Woods.
Cobayes.	Castle, Forbes, Mac-Curdy, Blaringham et Prévot.
Poules, Pigeons, Serins.	Bateson, Davenport, Hurst, Durham.
Vers à soie.	Coutagne, Shull, Toyama.

D'une façon générale la couleur foncée domine la couleur pâle, qui domine elle-même le blanc plus ou moins pur. Miss Wheldale en particulier a fourni une étude très suggestive des réactions chimiques correspondant au déplacement des teintes dans la ségrégation cellulaire des descendance hybrides et son travail est des plus intéressants. Il n'est pas douteux qu'on possède actuellement des données suffisamment précises pour fabriquer, en quelque sorte méthodiquement, un très grand nombre de variétés colorées par une application systématique des règles mendéliennes, de même que l'on sait faire virer les teintes dans l'impression mécanique des tissus.

Il est bon d'attirer l'attention sur certaines irrégularités, constatées d'ailleurs par Mendel, par exemple dans ses croisements de Haricots de couleurs différentes. De même la variété des colorations fournies par les Primevères (étudiées par R. P. Gregory), par les Violettes et les Pensées (Brainerd, Wittrock) est d'une analyse délicate. Il est très probable que les divergences constatées dans ces exemples sont dues au *croisement d'espèces élémentaires différentes* et à un manque d'équilibre entre les caractères accouplés. Il y a lieu de vérifier avec soin la fertilité des hybrides afin de distinguer les divers degrés de spéciétés des lignées croisées.

Chez les Animaux, Cuénot a montré le premier (1902 à 1905) la stérilité des lignées de Souris jaunes et j'ai constaté une règle analogue avec les Cobayes dont il est très difficile de conserver isolées les familles d'un jaune pur. Quelques taches blanches ou brunes, même à l'extrémité des appendices, pattes ou oreilles, correspondent à des lignées impures qui ne paraissent pas souffrir de la même infirmité. Il y a, dans cette découverte, une règle importante à connaître pour l'éleveur.

Les circonstances dans lesquelles les expériences

sont conduites ont une importance. Les expériences de Tower faites avec des Coléoptères nuisibles aux Pommes de terre (*Leptinotarsa*) laissent supposer avec vraisemblance que la dominance de la couleur des élytres dépend en partie du milieu et surtout de l'humidité à l'époque des croisements ; les règles de ségrégation mendélienne sont toutefois régulièrement observées lorsque les conditions de développement sont uniformes.

Enfin l'Homme, tant dans les croisements de races blanches et noires que dans les croisements des races jaunes avec celles-ci, donne lieu à des lignées intermédiaires indéfiniment fécondes avec de rares retours aux types purs. Il en résulte une forte présomption en faveur de l'existence de plusieurs types spécifiques dans le genre humain, comme je l'ai indiqué plus haut.

2° *Variation de pilosité*. — L'hérédité du revêtement pileux des glumes des Blés, avec dominance de ce caractère sur l'absence de poils, est bien établie. Tschermak, Biffen et moi-même en ont étudié de nombreux exemples qui sont très marqués. Mais on trouve fréquemment des termes moyens tout à fait stables et ce couple de caractères n'est pas dans tous les exemples aussi simple qu'on pourrait le croire.

Les Lychnides étudiées par de Vries, les Giroflées par Bateson et Punnett, suivent en général les règles mendéliennes. Mais ici aussi il faut tenir compte de la ségrégation particulière à certains organes ; des traces de poils persistent, aux points d'insertion des feuilles par exemple, dans certaines lignées qui devraient être glabres.

La pilosité des graines est la qualité essentiellement utile du Coton ; elle a été étudiée avec soin par Balls dans ses cultures expérimentales pour la

sélection des Cotons d'Égypte. Il semble que l'abondance et la longueur des poils donne lieu à l'interaction de plusieurs modes d'hérédité dont les effets sont atténués par de fortes fluctuations en rapport avec le climat de chaque année.

Variétés de consistance. — On n'a pas d'exemples bien nets de la ségrégation de ces caractères, sans doute parce qu'ils sont relatifs au développement de tissus internes qui sont presque toujours mixtes. La succulence des fruits, l'adhérence des tissus de la Pêche au noyau, la formation de granulations ligneuses dans les Poires dites pierreuses, la mollesse des tissus de la Carotte et du Navet mériteraient d'être étudiées à ce point de vue. Les croisements de Courges à moelle et de Courge à enveloppes minces et dures donnent naissance à des formes intermédiaires. Les Pois avec et sans parchemin donnent aussi une ségrégation irrégulière.

Il en est de même de la résistance des tissus à la verse, caractère très important dans la sélection des Céréales, ou de la formation des fibres dans le Lin et dans le Chanvre. L'hérédité de ces caractères doit être étudiée de préférence avec les méthodes de *l'hérédité fluctuante*.

Variétés de taille. — Mendel a montré que les Pois nains croisés avec les Pois géants donnaient lieu à une ségrégation correcte; mais il a pris soin d'entre-croiser des formes très divergentes à ce point de vue. Tschermak, qui a étudié ces mêmes caractères sur les Haricots, arrive à des résultats irréguliers. Il est certain que dans la plupart des Céréales les formes naines donnent avec les plantes géantes des descendances mixtes, homogènes, chez lesquelles on éprouve une grande difficulté à mettre en évidence le retour aux types. Les Poules naines

croisées avec les Coqs de taille normale donnent aussi des intermédiaires.

L'*Oenothera nanella*, mutation née dans les cultures de H. de Vries se comporte comme une variété régressive de l'*Oenothera Lamarckiana*, dont elle dérive depuis quelques années seulement.

Les essais de propagation de lignées naines d'Hommes, tentés par Marie de Médicis, n'ont donné aucun résultat. Il est probable que sous le nom de nains et de géants on rassemble quantité de formes différant par des caractères de constitution qui sont des anomalies graves, ayant un profond retentissement sur l'évolution et même sur la formation des organes reproducteurs. Il ne faut pas s'étonner des divergences obtenues dans les différentes épreuves de l'hérédité de ces variétés complexes.

On peut constater en certains cas la ségrégation de nains et de géants ; ils correspondent à de la précocité ou à de la tardivité. Correns a étudié chez les *Jusquiames* la ségrégation des caractères annuels et bisannuels, sans arriver à une conclusion définitive et la persistance des deux tendances dans la même lignée sans ségrégation marquée est constatée, dans la sélection de la Betterave par exemple, malgré les efforts poursuivis sans arrêt au cours d'un siècle pour supprimer les plantes annuelles.

* *

Cette revision rapide des principales classes de variétés adoptées par Moquin-Tandon montre que les règles de l'hérédité alternante s'appliquent surtout aux caractères de pigmentation et de villosité, qui sont des caractères ornementaux de l'espèce n'ayant qu'une influence très limitée sur le développement normal des individus. Par contre, les divergences sont profondes et difficilement réductibles, lorsque ces caractères correspondent à des modifications

de la structure, de la croissance et de la durée relative des organes. Ici, les règles de l'hérédité mixte s'appliquent avec beaucoup plus de vraisemblance. Nous allons constater la validité des mêmes conclusions dans la transmission des anomalies graves.

L'hypertrophie des tiges donne naissance à des monstruosité désignées sous le nom de *fascies* dont on connaît plusieurs formes héréditaires. Les *Pisum* à inflorescences en ombelles sont en réalité des Pois à tiges fasciées; ils se comportent dans leurs croisements avec les Pois à fleurs étagées comme les variétés de coloration mais avec une ségrégation compliquée à la deuxième génération. Les récessifs ne sont pas complètement purifiés, du moins dans les expériences que j'ai réalisées à Bellevue en 1913.

Les épis compacts de Céréales, des Blés, Orges et Seigles, les grappes unilatérales des Avoines sont d'autres exemples analogues et les règles de la ségrégation mendélienne que Biffen a voulu leur appliquer correspondent manifestement à une pétition de principe. En fait, on l'a constaté au Laboratoire de Svalöf et je puis en donner de nombreux exemples, il y a toute une série de formes intermédiaires bien stables et le seul moyen pratique d'obtenir des résultats nets est de traiter ces exemples avec la méthode d'examen de l'hérédité *fluctuante* valable pour les caractères continus.

Les déformations singulières des barbes de l'Orge qui donnent les Capuzes sont intéressantes à ce point de vue. A la limite de la glumelle supérieure où la barbe commence à s'effiler, on voit se développer un bourrelet qui bientôt se déforme en coupe portant deux petites barbes latérales; au fond de cette coupe apparaissent des rudiments de fleur, de courtes étamines et un ovaire avec deux et parfois trois stigmates; ces fleurs monstrueuses sont

stériles. Par les croisements d'Orges à Capuzes et d'Orge à barbes ordinaires, Kœrnicke a réussi à fixer six formes intermédiaires où le bourrelet naît à des hauteurs différentes sur la barbe, la longueur de celle-ci paraissant en corrélation immédiate avec l'avortement plus ou moins marqué du bourrelet. Les formes distinctes ont été cultivées pendant plus de 20 années dans les jardins botaniques sans dégénérer.

Les règles de dominance et de ségrégation sont plus fréquemment reconnues dans l'hérédité des altérations de la corolle des fleurs connues sous le nom de *Pélorie*. Les Digitales à fleur terminale en forme de cloche montrent une ségrégation régulière en deux types qu'on ne peut trouver dans les croisements des Linaires à cinq éperons. Sans doute, il faut tenir compte ici du fait que l'hérédité de la Pélorie de la Linaire est elle-même peu constante.

La duplication des fleurs étudiée particulièrement chez les Giroflées par Miss Saunders peut être considérée comme un des cas les plus remarquables de la *métamorphose* des étamines et des carpelles en organes pétaloïdes. Depuis un temps immémorial, on les obtient régulièrement dans le semis de certaines lignées de Giroflées à fleurs simples qui sont normalement fertiles; les plantes à fleurs doubles sont strictement stériles. On ne peut parler ici de ségrégation mendélienne, car les chiffres obtenus indiquent que les plantes à fleurs simples dont le caractère est dominant, puisqu'il subsiste seul, donnent dans leur descendance un nombre de plantes doubles légèrement supérieur au nombre des simples. En croisant entre elles des lignées qui donnent des simples et des doubles, Miss Saunders a constaté que le produit du croisement en première génération est toujours à fleurs simples; mais le

résultat de la ségrégation à la seconde génération est très curieux. Toutes les plantes F_1 donnent à la fois des simples et des doubles en F_2 et le pourcentage de chaque sorte est différent suivant qu'on prend l'une ou l'autre lignée pour père : les croisements réciproques ne sont pas équivalents.

Dans les essais d'explications par l'hérédité alternante de la transmission du sexe mâle ou du sexe femelle chez les plantes dioïques, telles que les Bryones, on se heurte à des difficultés analogues. Il apparaît bien que la transmission des qualités des organes sexuels a lieu suivant des règles très complexes où l'action du milieu et en particulier le facteur nutrition a une influence prépondérante¹.

Les anomalies de *disposition*, telles que les soudures des sépales dans le développement des catacorolles des Campanules et des Mimulus, paraissent suivre aussi des règles aberrantes. Correns a étudié les transmissions héréditaires de ces variétés et il a constaté la réduction marquée de fertilité des organes femelles : les variétés à deux corolles emboîtées de *Campanula persicifolia* sont le plus souvent stériles. Il a obtenu quelques graines des variétés analogues de *Campanula media*, mais, en réalité, il dut limiter les mélanges sexuels à celui des formes simples et voisines pour obtenir une progéniture abondante.

La *multiplication* des pièces pétaloïdes qui donne naissance aux OEillets doubles n'est pas davantage régie par les règles de l'hérédité alternante. Tous ceux qui ont cultivé des OEillets à fleurs doubles à partir du semis savent qu'on obtient un bon nombre

1. J'ai montré l'influence de la teneur en eau sur le déterminisme de la sexualité du Maïs dans *Mutations et Traumatismes*. 1907, 2^e partie.

de plantes à fleurs simples à partir des graines récoltées sur les Œillets doubles ; cette constatation pourrait faire présumer que le caractère fleur double est dominant sur le caractère fleur simple. En fait, il n'en est rien, car les récessifs simples obtenus de ces semis sont eux-mêmes capables de donner des plantes à fleurs doubles. Les Pavots à fleurs simples seraient dominants sur les Pavots doubles, mais la règle n'est pas démontrée pour la majorité des cas et les croisements du Pavot Shirley n'y obéissent pas. Des difficultés de même ordre apparaissent dans les études des descendances des Primevères à fleurs simples et doubles qui réunissent en elles plusieurs des phénomènes monstrueux propres à la duplication des fleurs.



Il reste à examiner la manière de se comporter des anomalies par *avortement*. Elles constituent un groupe très hétérogène où il est facile de sérier toutes les catégories de suppression et de réduction d'organes avec leur retentissement sur la descendance. Je résume ici les cas que j'ai étudiés avec beaucoup de soin chez les Orges de Brasserie.

L'avortement le plus simple et le moins important au point de vue du développement de l'espèce est évidemment fourni par la disparition totale des épines (fig. 14) sur les nervures latérales dorsales des grains. Cet avortement est complet dans un grand nombre de lignées ; des cultures faites pendant dix années à partir de lignées pures pédigrées, contrôlées pour les besoins de la Brasserie sur la récolte de plusieurs centaines d'hectares, donnent une idée de la fixité de ce caractère. L'absence d'épines est un caractère récessif par rapport à la présence d'épines et les ségrégations suivent stric-

tement les règles de Mendel lorsqu'on a soin d'entre-croiser des variétés de la même espèce élémentaire, *Hordeum distichum nutans* par exemple.

Mais la règle n'est plus valable avec la même rigueur si l'on étudie les lignées pédigrées de l'*Hordeum distichum erectum*. La Société d'Encouragement à la culture des Orges de Brasserie en France a multiplié entre 1903 et 1907 des Orges du type *Svanhals*, isolées à Svalof (Suède) et considérées comme particulièrement bien fixées et convenables pour les terres fertiles et assez humides. J'ai suivi cette variété avec soin dans sa propagation en France et pendant deux années (1903 et 1904) je n'ai trouvé aucune irrégularité.

Mais en 1905, plusieurs lots de ladite lignée cultivés dans la Somme ont donné un fort pourcentage de grains à épines peu nombreuses, du type β , indiquant une réapparition spontanée du caractère latent chez les parents. Par une étude approfondie de ce cas, j'ai pu m'assurer que cette lignée était un hybride fixé et bien stable dans les terres lourdes et humides à sol profond favorisant la maturation lente et régulière, que la disjonction se produisait dans les terres sèches à sous-sol calcaire et beaucoup plus rapidement dans la région de Loudun au sud de la Loire que sur les coteaux crayeux de Picardie. Il est important de constater que le retour porte sur une lignée récessive qui ne devrait plus théoriquement avoir aucun caractère d'épines. J'ai signalé des résultats analogues (p. 244) obtenus avec les croisements où intervient l'espèce d'*Orge à grains nus*.

Les disjonctions irrégulières des croisements entre Orges à épis arqués et Orges à épis dressés exposées plus haut (p. 132) montrent encore qu'ici la ségrégation mendélienne est tout à fait irrégulière avec distribution sur le même épi de grains portant l'un ou l'autre

caractère β ou α , ou même des caractères intermédiaires β - α . L'hérédité en mosaïque est la règle pour les caractères d'avortement lorsque les lignées croisées présentent des divergences telles qu'on est autorisé à les classer dans des espèces élémentaires différentes.

La notion de l'avortement d'un caractère est facile à acquérir. L'absence de pigment diffus dans le suc cellulaire donne les variétés à fleurs blanches; l'absence de poils, les variétés glabres; l'absence de tissus ligneux, les variétés molles; l'absence de vigueur végétative, les variétés naines. Il était naturel d'envisager les résultats de la dominance et de la ségrégation des caractères accouplés comme l'expression de la présence ou de l'absence du tissu ou de l'élément chimique dont dépend la manifestation extérieure du caractère.

Cette notion s'est complétée par celle de facteurs chimiques dont la définition est plus précise. H. de Vries a montré que les Maïs à grains amylacés dominent dans leurs croisements avec les Maïs à grains sucrés et que la ségrégation en F_2 donne la proportion de 3 grains pourvus d'amidon pour 1 grain bourré de dextrine. La transformation de dextrine en amidon est attribuée à l'activité d'une diastase coagulante et il est commode d'exprimer les résultats de cette expérience en disant que la présence de diastase domine l'absence. De même les sucres cellulaires virent au rouge en présence de saccharose; l'absence de saccharose donnerait l'explication de la récessivité des fleurs blanches.

La commodité de ce langage offre un inconvénient; elle provoque chez l'étudiant la fâcheuse tendance à fournir à chaque phase des expériences une explication facile qui n'est pas toujours justifiée. Les cas ne sont pas rares où l'absence d'une

propriété est manifestée par un caractère morphologique saillant ; on fait alors intervenir des facteurs inhibiteurs avec une certaine vraisemblance. Mais il y a toujours danger à substituer des explications plausibles à l'analyse directe des phénomènes.

Une commodité analogue de raisonnement a contribué beaucoup à provoquer l'extension illégitime des règles de Mendel, par la décomposition en facteurs en nombre illimité ; comme je vais le montrer dans le chapitre suivant, elle enlève aux règles de Mendel la précision et la clarté obtenues par celui qui les a découvertes.

CHAPITRE IX

Les hypothèses de Mendel et les règles de la disjonction des polyhybrides mendéliens.

Hypothèse de Mendel relative à la constitution des éléments sexuels des hybrides. — Addition des caractères et des chromosomes dans les cellules végétatives; séparation des espèces au cours de la rénovation sexuelle; disjonctions. — Formule de la ségrégation sexuelle d'un monohybride.

Hypothèse de l'indépendance des caractères manifestée dans les éléments sexuels. — Formules de ségrégation des polyhybrides mendéliens. — Vérifications expérimentales.

Opposition entre la discontinuité des caractères mendéliens et la continuité des caractères fluctuants. — Extension illégitime des règles de Mendel aux croisements de Haricots. — Multiplicité des facteurs de la coloration jaune ou noire des grains de Blé et d'Avoine. — L'hypothèse ne peut être étendue sans danger aux caractères continus et fluctuants.

Les hypothèses de Mendel furent exposées sous une forme condensée dans le Mémoire publié dans le *Bulletin de l'Association des Naturalistes de Brunn*. Grâce à ses connaissances mathématiques, Mendel les a présentées sous une forme algébrique qui leur donne une apparence de simplicité; il importe de montrer qu'elles sont *complexes* et que l'abus fait par certains Génétistes des règles mendéliennes en multipliant le nombre des facteurs héréditaires est la conséquence de cette complexité, dont ils ne se sont peut-être pas suffisamment rendu compte.

Les hybrides du genre Pisum, dit Mendel, produisent des ovules et des grains de pollen, qui, d'après leurs propriétés, correspondent, en nombre égal, à toutes les formes constantes qui proviennent de la combinaison des caractères réunis par la fécondation.

Cette hypothèse est très claire lorsque les individus combinés dans l'hybride ne diffèrent que par un seul couple de caractères indépendants; mais il n'en est plus de même si l'on combine des formes distinctes par plusieurs groupes de caractères différentiels. En ce cas, il faut la décomposer en deux hypothèses différentes qu'il est bon de préciser.

Il faut admettre 1° que tout se passe comme si *les caractères visibles sur les parents étaient indépendants* les uns des autres et étaient susceptibles de former des couples distincts de toutes les autres particularités communes aux parents. Cette hypothèse est réalisée dans les croisements entre formes désignées sous le nom de *variétés régressives* de l'espèce. Les croisements *équilibrés*, comme les nomme de Vries, sont des combinaisons de formes constantes, identiques, sauf par un, deux ou trois caractères présents sur l'un des parents, latents sur l'autre.

2° Il faut admettre encore que tout se passe comme si *chaque cellule sexuelle ne renfermait que l'un ou l'autre élément opposé* dans chaque couple de caractères. Autrement dit, il doit y avoir dans tous les cas possibilité de *substitution*, sans mélange ni stade intermédiaire. Cette condition est difficilement réalisée; la latence d'un caractère est rarement complète; presque toujours les récessifs blancs d'une plante à couleur rouge conservent des traces de cette couleur sur certaines parties des organes; il n'y a pas disparition mais atténuation marquée du pigment. Il suffit que l'observateur puisse affirmer qu'il n'y a pas de confusion possible entre l'un ou

l'autre état pour que le raisonnement tenu par Mendel soit valable.

Les observations de Naudin, les découvertes faites depuis sur la différenciation des grains de pollen sont des preuves de la validité de la seconde hypothèse de Mendel. Dans les Pois de Senteur il y a des grains de pollen longs pourvus de trois pores et des grains de pollen ronds pourvus de deux pores qui donnent lieu à une ségrégation mendélienne, le pollen long dominant le pollen rond qui est récessif. Il est plus difficile de mettre en évidence cette différenciation sur les ovules, mais la règle de l'identité des disjonctions des hybrides directs et des hybrides réciproques en fournit une preuve indirecte.

La disjonction des descendance hybrides, directs et réciproques, dit Naudin, se présente identiquement de la même façon et peu importe lequel des deux parents est paternel ou maternel ; il y a ségrégation des essences spécifiques à la fois dans la formation des grains de pollen et dans celle des ovules.

La ségrégation sexuelle a encore été confirmée récemment par des études cytologiques de Rosenberg (1906). Dans les anthères du *Drosera intermedia*, hybride du *Drosera longifolia* \times *Dr. rotundifolia* dont j'ai déjà eu l'occasion de parler, Rosenberg a assisté, à l'aide du microscope, à la séparation des chromosomes qui appartenaient au père et des chromosomes qui appartenaient à la mère. Le mélange parfait, constant dans les cellules végétatives de l'hybride, se sépare par une véritable décantation en cellules mâles paternelles et en cellules mâles maternelles, comme si des forces physiques agissaient sur les molécules d'une même espèce avec une intensité toute différente des forces physiques mises en action dans les molécules de l'autre espèce.

Je rappelle que les noyaux des cellules végétatives du *Drosera longifolia* renfermant 40 chromosomes et celles du *Dr. rotundifolia* en ayant 20, leur hybride *intermédiaire* est construit avec des cellules offrant 30 chromosomes. La règle générale d'après laquelle les noyaux des cellules sexuelles offrent un nombre de chromosomes réduit de moitié incitait à croire que les noyaux de toutes les cellules végétatives de l'hybride renfermeraient les fragments résultant de la division successive, au cours de toute la vie végétative de l'hybride, du complexe (20 chromosomes *longifolia* + 10 chromosomes *rotundifolia*). Or, il n'y a pas fusion, mais simple addition ou *juxtaposition* des chromosomes.

Cette opinion est justifiée par le fait qu'au moment de la formation des cellules sexuelles de l'hybride, la réduction ne porte pas sur des complexes à 30 chromosomes, qui devraient donner des cellules sexuées à 15 chromosomes, mais bien sur chaque terme de la somme (20 + 10) chromosomes, agissant chacun pour son propre compte. Rosenberg a constaté dans la formation du pollen de l'hybride au stade de la *division de la cellule mère en tétrade*, la formation de deux cellules à 20 chromosomes et la formation de deux cellules à 10 chromosomes; les premières donnent un retour complet et définitif au *Drosera longifolia*, les secondes un retour complet et définitif au *Dr. rotundifolia* ¹.

A ce propos, j'insiste tout particulièrement sur l'analogie des périodes d'addition et de soustraction des éléments cellulaires représentatifs de l'hérédité avec les phénomènes analogues de la substitution des corps simples dans la formation des sels. En chimie, les réactions se produisent lorsqu'il y a un

1. Le plus souvent il ne se forme que des tétrades à 20 chromosomes, c'est-à-dire celles du *Dr. longifolia*.

état physique spécial, une sorte d'équilibre des corps mis en l'état de dissociation ou de dissolution, de tension, en un mot, dont nous analyserons les propriétés dans les conclusions de cet ouvrage. A cet état de tension correspond en biologie la période de préparation des éléments sexuels, là où se fait, selon Naudin et d'après l'observation de Rosenberg, l'association intime dans l'hybride et la ségrégation à la génération suivante des éléments représentatifs de l'hérédité dans les noyaux cellulaires propres à chacun des parents.

*
* *

Rosenberg a interprété ¹ et avec lui nombre de Génétistes la ségrégation constatée dans les cellules sexuelles de l'hybride comme un exemple démonstratif de la ségrégation gamétique prévue par l'hypothèse de Mendel. Tel n'est pas le cas. Mendel, comme nous allons le voir, n'avait aucune idée de la ségrégation des éléments cellulaires; il a fait une hypothèse purement théorique, hypothèse dont la justification doit être trouvée dans la concordance exacte des chiffres prévus par l'hypothèse avec les chiffres trouvés dans la descendance des hybrides.

Néanmoins, les faits ne sont pas contradictoires lorsqu'il ne s'agit que d'un *monohybride*, c'est-à-dire d'un hybride dont les parents ne diffèrent que par un seul couple de caractères opposés. Que les éléments de ce couple soient des éléments matériels comme le prétend Naudin et comme l'établit Rosenberg par ses observations, ou que l'on convienne avec Mendel de faire abstraction de la forme ou de la nature des caractères différenciels constituant le couple pour les représenter par des lettres figuratives A et a, le raisonnement est identique.

1. Conférence internationale de Génétique à Londres, 1906. *Report of the Royal Horticultural Society*, London, p. 289.

Ainsi, on peut représenter schématiquement la série des formes qui existent à la première génération hybride par l'expression donnée par Mendel :

$$A + 2(Aa) + a$$

dans laquelle A et a représentent les types à caractères constants et (Aa) leur hybride. La série sous sa forme la plus condensée comprend donc au moins quatre individus rapportés à trois formes différentes ; il n'y a que trois formes en raison même de la *règle de réciprocité*, c'est-à-dire de l'identité des hybrides obtenus suivant que l'on utilise l'un ou l'autre parent comme père ou comme mère.

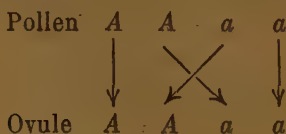
Dans la formation de ces quatre individus, les ovules et les grains de pollen des types A et a participent à la fécondation par parties égales et par conséquent chacun deux fois, puisqu'il en dérive quatre individus. Par suite, prennent part à la fécondation

les grains de pollen $A + A + a + a$,

les ovules $A + A + a + a$.

Le hasard désigne seul celle des deux sortes de pollen qui se fusionnera avec chacun des ovules.

Cependant, d'après le calcul des probabilités, en prenant la moyenne d'un grand nombre de fécondations, il doit arriver que chacune des sortes de pollen A et a se conjugue le même nombre de fois avec chacune des sortes d'ovules A et a . Un des deux grains de pollen A s'unira donc, dans la fécondation, avec un ovule A , l'autre avec un ovule a et, de même, l'un des grains de pollen a se fusionnera à un ovule A , l'autre à un ovule a :



On peut représenter le résultat de la fécondation sous forme de fractions en mettant en numérateur le pollen et en dénominateur l'ovule. On obtient un lot :

$$\frac{A}{A} + \frac{A}{a} + \frac{a}{A} + \frac{a}{a}$$

Dans le premier et le quatrième terme de cette expression, le pollen et l'ovule sont de même nature ; leur fusion doit donner des individus constants, à savoir les types *A* et le type *a*. Par contre, dans le deuxième et le troisième terme, il y a de nouveau réunion des deux types souches et différents ; c'est pourquoi les types résultant de ces fécondations sont tout à fait identiques à l'hybride dont ils dérivent. *Il se produit par conséquent une hybridation répétée.*

Or, il importe peu, pour le résultat de l'hybridation, que l'un ou l'autre type soit représenté par l'ovule ou par le pollen. Par là, s'explique le phénomène remarquable que les hybrides sont capables de produire, à côté des deux formes souches, des

descendants semblables à eux-mêmes : $\frac{A}{a}$ et $\frac{a}{A}$ donnent tous deux la même combinaison *Aa*.

Nous avons donc :

$$\frac{A}{A} + \frac{A}{a} + \frac{a}{A} + \frac{a}{a} = A + 2 Aa + a$$

C'est la formule la plus générale traduisant l'auto-fécondation des hybrides où sont réunis un couple de deux caractères différenciels.

Il peut toutefois se produire, chez quelques fleurs et quelques plantes, des variations assez importantes dans les rapports existant entre les types de la série.

Outre que l'on ne peut admettre la présence dans tous les ovaires des deux sortes d'ovules en quantité strictement égale, c'est le hasard seul qui détermine celle des deux sortes de pollen qui fécondera chaque ovule; aussi, les chiffres constatés présentent forcément des oscillations. Les rapports numériques vrais ne peuvent être donnés que par une moyenne tirée du groupement du plus grand nombre possible de chiffres constatés; plus ils sont nombreux, plus on élimine l'incertitude due au hasard.

*
**

Les deux hypothèses de Mendel se superposent lorsqu'on passe à l'étude des polyhybrides, c'est-à-dire à l'étude des hybrides formés par le croisement de parents où l'observateur distingue deux (dihybrides), trois (trihybrides) ou plusieurs couples de caractères différenciels.

Le seul fait de représenter schématiquement chaque couple par des lettres différentes A, a; B, b; C, c etc. et de déclarer que la disjonction des parents se produit suivant les modes :

$$\begin{array}{ll} & A + 2Aa + a \\ \text{ou} & B + 2Bb + b \\ \text{ou} & C + 2Cc + c \end{array}$$

est une application correcte de l'hypothèse unique relative à la ségrégation des caractères accouplés sur l'un ou l'autre des éléments sexuels.

Mais, le fait de représenter la ségrégation des éléments sexuels par le produit algébrique

$$(A + 2Aa + a) (B + 2Bb + b)$$

au cas où la décomposition des caractères des parents est faite en deux couples de caractères différenciels, et par le produit algébrique,

$$(A + 2Aa + a) (B + 2Bb + b) (C + 2Cc + c)$$

au cas où la décomposition des caractères différentiels des parents a lieu en trois couples, sous-entend que les caractères A et a n'ont rien de commun avec les caractères B et b, ni avec les caractères C et c, et qu'on ne peut constater la variation corrélative de ces trois catégories de caractères.

Dans l'exemple fourni par l'hybride *Drosera intermedia* on a pu vérifier que les formes des feuilles ou que les nombres des éléments nucléaires des noyaux étaient différents et se comportaient comme des couples de caractères différentiels mendéliens quant à la disjonction. En représentant chacun d'eux par les symboles correspondants :

A. feuilles longues	a. feuilles rondes,
B. noyau à 40 chromosomes	b. noyau à 20 chromosomes,

j'ai le droit d'écrire les disjonctions observées :

ou bien	$A + 2Aa + a$
ou bien	$B + 2Bb + b$

et chaque terme correspond bien à des phénomènes visibles, susceptibles de dénombrement. Je sais mettre à part — les feuilles longues (A), intermédiaires (Aa) ou rondes (a) — et aussi, les cellules à 40 chromosomes (B), à 30 chromosomes (Bb) et à 20 chromosomes (b). La ségrégation sexuelle donnera l'une ou l'autre formule, selon que l'attention sera retenue sur le caractère morphologique ou sur le caractère cytologique.

Mais je n'ai pas le droit d'écrire que la ségrégation de la descendance hybride est représentée par le produit algébrique

$$(A + 2Aa + a) (B + 2Bb + b)$$

car l'un et l'autre couple de caractères sont l'expression du même fait et dépendent strictement l'un de l'autre.

L'hypothèse de Mendel pour les polyhybrides doit donc être appliquée avec quelques précautions.

Voici les termes sous lesquels Mendel l'a présentée :

« Dans les cas où l'hybride formé réunit *des caractères différenciels de deux sortes*, la série des types qui en dérive correspond à 9 formes différentes réparties sur 16 individus à savoir :

$$\begin{aligned} & AB + Ab + aB + ab \\ & + 2 ABb + 2aBb + 2AaB + 2Aab \\ & + 4 AaBb. \end{aligned}$$

« Entre les différents caractères A, a et B, b des plantes souches, il peut y avoir 4 combinaisons constantes ; c'est pourquoi l'hybride produit les quatre formes correspondantes d'ovules et de grains de pollen :

$$AB, Ab, aB, ab.$$

Chacune des quatre formes de cellules entrera en moyenne 4 fois en fécondation, d'où la série formée de 16 individus.

« Les cellules polliniques disponibles

$$\begin{aligned} & AB + AB + AB + AB \\ & Ab + Ab + Ab + Ab \\ & aB + aB + aB + aB \\ & ab + ab + ab + ab \end{aligned}$$

provoquent la fécondation des ovules :

$$\begin{aligned} & AB + AB + AB + AB \\ & Ab + Ab + Ab + Ab \\ & aB + aB + aB + aB \\ & ab + ab + ab + ab. \end{aligned}$$

En moyenne, au cours des fécondations, chaque forme de pollen se fusionne un même nombre de fois avec chaque forme d'ovule. Par conséquent, chacun des grains de pollen AB se liera une fois avec chacun des ovules AB + Ab + aB + ab ; de

même, les autres grains de pollen $Ab + aB + ab$ se lient avec toutes les autres formes d'ovules.

« On obtient pour l'ensemble, avec le mode de représentation par des fractions des éléments accouplés :

$$\begin{aligned}
 & \frac{AB}{AB} + \frac{AB}{Ab} + \frac{AB}{aB} + \frac{AB}{ab} \\
 + & \frac{Ab}{AB} + \frac{Ab}{Ab} + \frac{Ab}{aB} + \frac{Ab}{ab} \\
 + & \frac{aB}{AB} + \frac{aB}{Ab} + \frac{aB}{aB} + \frac{aB}{ab} \\
 + & \frac{ab}{AB} + \frac{ab}{Ab} + \frac{ab}{aB} + \frac{ab}{ab},
 \end{aligned}$$

ou encore, en laissant en évidence les symboles :

$$\begin{aligned}
 & AB + ABb + AaB + AaBb \\
 + & ABb + Ab + AaBb + Aab \\
 + & AaB + AaBb + aB + aBb \\
 + & AaBb + Aab + aBb + ab,
 \end{aligned}$$

qui s'écrit aussi :

$$\begin{aligned}
 & AB + Ab + aB + ab + 2ABb + 2aBb + \\
 & 2AaB + 2Aab + 4AaBb.
 \end{aligned}$$

« La série des formes dérivées de l'hybride est tout à fait analogue quand celui-ci renferme des caractères différenciels de trois sortes. L'hybride donne naissance à huit sortes de grains de pollen et d'ovules :

$ABC, ABc, AbC, Abc, aBC, aBc, abC, abc$,
et chaque sorte de pollen se réunit également, une fois en moyenne, avec chaque forme d'ovule.

« La loi de combinaison des caractères différenciels, suivant laquelle a lieu le développement des hybrides, trouve donc son point de départ et son explication dans le principe établi plus haut, à

savoir que les *hybrides produisent en nombre égal des grains de pollen et des ovules qui correspondent à tous les types constants provenant de la combinaison des caractères réunis par la fécondation.* »

■
* *

Les vérifications faites par Mendel des règles de la combinaison et de la disjonction des hybrides à caractères différenciels multiples ont été beaucoup moins complets que pour le cas d'un seul couple de caractères.

Il combina, par exemple :

Pois à grains ronds (A) et à cotylédons jaunes (B) et Pois à grains anguleux (a) et cotylédons verts (b);

15 plantes hybrides obtenues dans ses essais ont fourni 556 graines réparties en :

- 315 Rondes et jaunes AB,
- 101 Anguleuses et jaunes aB,
- 108 Rondes et vertes Ab,
- 32 Anguleuses et vertes ab.

Toutes ces graines ont été plantées; une partie seulement a mûri suffisamment pour donner lieu à un recensement :

301 Rondes et jaunes ont pu être réparties en :

- 38 AB stables, rondes et jaunes,
- 65 ABb stables pour la forme ronde, hybrides pour la couleur,
- 60 AaB hybrides pour la forme,
- 138 AaBb hybrides pour les deux caractères;

96 Anguleuses et jaunes ont pu être réparties en :

- 28 aB stables, anguleuses et jaunes.
- 68 a Bb stables pour la forme anguleuse, hybrides pour la couleur;

102 Rondes et vertes ont pu être réparties en :

- 35 Ab stables, rondes et vertes,
- 67 Aab hybrides pour la forme, stables pour la couleur;

enfin, 30 Anguleuses et vertes sont restées stables ;
soit, au total 529 descendants qui se groupent ainsi :

38 AB + 28 aB + 35 Ab + 30 ab stables,

65 ABb + 68 aBb + 60 AaB + 67 Aab hybrides pour
un caractère,

138 AaBb hybrides pour 2 caractères.

Les proportions théoriques répondant à la
formule

$(A + 2Aa + a) (B + 2Bb + b)$ sont

33 stables de chaque sorte au lieu de 38, 28,
35, 30.

66 hybrides pour un caractère, au lieu de 65,
68, 60, 67.

132 hybrides pour les deux caractères, au lieu
de 138.

On est en droit d'admettre que la vérification des chiffres théoriques est suffisante en faisant remarquer toutefois qu'avec un matériel très favorable, la vérification à la deuxième génération pour les combinaisons de deux couples de caractères différenciels n'atteint pas le 1/10 de la précision obtenue lorsqu'on suit le développement de la descendance de plus de 500 hybrides de première génération. Cette remarque fait comprendre les difficultés du travail à exécuter pour la vérification de caractères moins précis et portés par des individus moins favorables à la culture ou à l'élevage que les Pois.

La précision décroît encore lorsqu'on passe à la combinaison sur l'hybride de 3 couples de caractères différenciels.

Mendel combina ensemble :

Aa graine ronde et anguleuse,

Bb cotylédons jaunes et verts,

Cc téguments gris-brun et incolores.

Des 24 hybrides formés, il obtint 687 graines qui

produisirent 639 plantes fertiles, parmi lesquelles il put faire la ségrégation suivante :

8 ABC	22 ABCc	45 ABbCc
14 ABc	17 AbCc	36 aBbCc
9 AbC	25 aBCc	38 AaBCc
11 Abc	20 abCc	40 AabCc
8 aBC	15 ABbC	49 AaBbC
10 aBc	18 ABbc	48 AaBbc
10 abC	19 aBbC	
7 abc	24 aBbc	
	14 AaBC	
	18 AaBc	
	20 AabC	78 AaAbCc
	16 Aabc	

Les chiffres théoriques
doivent être :

erreur trouvée :
limites

10 au lieu de 7 à 14

— 30°/o + 40°/o

20 au lieu de 14 à 25

— 30°/o + 20°/o

40 au lieu de 36 à 49

— 10°/o + 22,5°/o

80 au lieu de 78

— 2,5°/o.

Ainsi la précision des données, malgré l'abondant matériel utilisé, décroît proportionnellement au carré du nombre des couples de caractères combinés.

Cette remarque indique le degré de confiance qu'il faut apporter aux raisonnements qui ne trouvent leur justification que par l'intervention d'un nombre presque illimité de caractères indépendants. Pour une descendance de 1.000 individus dûment contrôlés et avec des caractères bien définis, les chiffres obtenus donnent à peine satisfaction à l'esprit lorsque trois couples de caractères seulement sont en jeu.

Quoi qu'il en soit, le raisonnement de Mendel appliqué aux croisements du *Pisum* est justifié par les résultats de ses expériences et par la concordance, suffisamment exacte, des chiffres trouvés avec les chiffres calculés.

Les règles de l'*hérédité alternante* ou *hérédité mendélienne* sont donc un mode particulier d'exposition des résultats sous la forme de séries de coefficients numériques correspondant à autant de catégories qu'il y a de combinaisons possibles avec les caractères différentiels des parents. Elles diffèrent complètement des règles de l'*hérédité fluctuante* en ce sens qu'elles s'appliquent à des *discontinuités* réelles, à des discontinuités dans la nature des caractères qui ne doivent pas se confondre, ni être sériés ; le couple des caractères soumis à la disjonction est formé de deux termes qui se *substituent* l'un à l'autre sans intermédiaires. L'*hérédité alternante* met en évidence les diverses qualités discontinues, indépendantes les unes des autres qu'on peut trouver sur une espèce. Pour adopter le langage des mathématiciens, elles traitent des problèmes à plusieurs inconnues.

Les règles de l'*hérédité normale* sont aussi un mode particulier d'exposition des résultats sous la forme de séries de coefficients numériques. Dans l'infinité des séries qui peuvent être calculées selon le procédé de Quételet, en prenant les coefficients du binôme $(1+1)^n$, l'expérimentateur choisit pour traduire ses observations la série équilibrée des coefficients numériques de façon à faire concorder aussi exactement que possible les données de l'expérience avec les chiffres trouvés dans les dénombrements ou dans les mesures. Du fait que l'on peut, en multipliant les observations, prendre une série aussi étalée que l'on veut, on est autorisé à dire que la *variable est continue* et les problèmes posés rentrent dans la catégorie des problèmes à une seule inconnue.

Il ne peut y avoir de confusion entre les deux méthodes — qui traitent de problèmes de nature essentiellement différente — dans un cas, de la continuité et de sa permanence à travers les géné-

rations — dans l'autre, de la discontinuité et de son mode de transmission.

Les deux domaines sont tout à fait différents, aussi différents que les deux branches de l'étude des phénomènes naturels auxquelles on donne le nom de *physique* et le nom de *chimie*. La physique comprend la mesure des variations de température, de pression, de vibrations moléculaires, avec des amplitudes différentes (couleurs) etc.; elle correspond au domaine de l'*hérédité fluctuante*; ses résultats, ses règles sont des lois d'équilibre dans les oscillations. La chimie est le domaine de la discontinuité, de l'opposition des types et de leurs substitutions. De même que l'*hérédité fluctuante* traite de l'hérédité des qualités susceptibles de mesures physiques; de même, les modes d'exposition des résultats de l'*hérédité alternante* ou de substitution concernent les discontinuités que l'on peut observer sur les êtres vivants.

Or, la netteté des lois des échanges chimiques est en partie due au nombre relativement faible (moins d'une centaine) de discontinuités qui sont les corps simples. Avec ce petit nombre de discontinuités que l'on sait peser, les chimistes du XIX^e siècle ont pu classer et sérier tous les corps. Le domaine des règles de l'*hérédité alternante*, bien qu'il soit limité par suite des groupements des discontinuités qu'il met en évidence, doit cependant être réservé à l'analyse et à la combinaison d'un petit nombre de caractères, d'unités spécifiques indépendantes, sinon il perdra tout intérêt scientifique et logique.



Je tiens à retenir l'attention sur l'*axiome* implicitement admis dans l'établissement des formules selon le schéma mendélien, axiome sur lequel

Mendel insiste peu et moins encore la plupart des génétistes modernes, je veux parler de l'*indépendance des caractères groupés dans des couples différents*.

Les hypothèses énoncées par Mendel et les raisonnements qui suivent n'ont de valeur que si l'on admet que les caractères dominant A et récessif a qui constituent un couple sont indépendants de l'ensemble des autres caractères morphologiques et physiologiques des types croisés pour donner l'hybride.

Je rappelle les points du raisonnement où cette notion d'indépendance est admise implicitement :

1° D'abord dans l'exposé de l'hypothèse de Mendel relative à la formation dans l'ovaire et dans les anthères d'autant de sortes de cellules sexuelles qu'il se produit de formes constantes dans la descendance de l'hybride. Or, ces formes constantes apparaissent *selon toutes les combinaisons algébriques des caractères croisés*. Puisqu'il doit y avoir combinaison au sens algébrique du mot, les caractères qui représentent les termes combinés doivent être indépendants les uns des autres.

2° En second lieu, dans l'extension des formules admises pour un couple de caractères différentiels aux formules où interviennent deux couples, trois couples, etc. desdits caractères. La représentation schématique de la disjonction, suivant les développements des formules :

$$A + 2Aa + a$$

$$(A + 2Aa + A) (B + 2Bb + b)$$

$(A + 2Aa + a) (B + 2Bb + b) (C + 2Cc + c)$ etc..., n'est admissible qu'autant qu'on donne aux symboles les qualités qui ont permis de généraliser leur développement par addition des termes où figurent toutes les combinaisons possibles de ces produits. Cette généralisation, au sens algébrique, exige l'indépendance relative des caractères représentés

schématiquement par les symboles A, B, C... a, b, c.

Cette notion d'indépendance semble si naturelle au physicien Mendel que le mot même « indépendant » ne figure dans aucune phrase de la première partie de son Mémoire où il traite de l'hérédité des *Pisum*. Le mot « indépendant » n'intervient, dans le texte de Mendel, que pour les irrégularités des croisements de Haricots. Il a essayé en effet d'appliquer son raisonnement aux descendants de l'hybride :

Phaseolus nanus, L. \times *Ph. multiflorus* W., plantes ayant la première des fleurs blanches, la seconde des fleurs rouge vif, et en plus, un grand nombre de caractères différenciels non équilibrés qui en font deux espèces distinctes.

« Il ressort de l'expérience, dit Mendel, qu'en ce qui concerne les caractères ayant trait à la forme de la plante, le développement des hybrides suit les mêmes lois que chez *Pisum*. Pour ce qui est du caractère couleur, il semble positivement difficile d'obtenir une concordance suffisante dans les résultats; outre que la fusion des deux couleurs blanche et rouge donne lieu à toute une gamme de tons allant du pourpre au violet pâle et au blanc, on doit être frappé de ce fait que sur 31 plantes donnant des fleurs, une seule prenne le caractère récessif de couleur blanche, tandis que chez *Pisum*, le fait se présente en moyenne 1 fois sur 4.

« Mais ces phénomènes, énigmatiques en eux-mêmes, trouveraient peut-être une explication dans la loi qui s'applique au *Pisum*, si l'on admettait que la couleur des fleurs et des graines du *Ph. multiflorus* est composée de deux ou plusieurs couleurs complètement indépendantes et dont chacune se comporte comme autant de caractères constants de la plante ».

Voilà l'idée, directrice en quelque sorte, de l'œuvre de Mendel. La discontinuité des caractères, associés par couples, se produirait à deux échelles :

D'une part et pour ainsi dire par définition, n'ont rien de commun les caractères étudiés dans chaque série du *Pisum* et désignés par des lettres différentielles *A*, *B*, *C*, *D*, etc. Cette discontinuité est fondamentale et il n'y a même pas lieu d'en parler; elle résulte du langage adopté.

D'autre part, les valeurs dominante *A* et récessive *a* du caractère couleur des fleurs sont elles-mêmes décomposables en une série d'étapes, de second ordre il est vrai; ces étapes se traduisent par la formation d'hybrides intermédiaires qui se reproduisent tels que, sans altération. Il serait donc possible de ramener l'hérédité mixte à des cas compliqués d'hérédité alternante.

Dans cette voie de l'hypothèse, il n'y a plus de limite, car tout aussitôt Mendel propose d'imaginer un procédé par lequel une couleur qu'on croit fondamentalement unique pourra être décomposée en une série de couleurs élémentaires, indépendantes entre elles.

« Si la couleur des *Phaseolus* *A* était composée de caractères indépendants $A_1 + A_2 + A_3 \dots$ donnant comme effet d'ensemble une coloration rouge pourpre, il devait se former par fécondation avec le caractère différentiel couleur blanche *a* les combinaisons hybrides $A_1a + A_2a + A_3a + \dots$. Chacune de ces combinaisons de couleurs hybrides serait autonome et se développerait, par conséquent, d'une façon absolument indépendante des autres. On voit donc facilement que, de la combinaison des différents termes des suites composant les caractères, on pourrait obtenir toute une série de couleurs. » Il ne faut donc pas s'étonner de ne trouver qu'une seule plante blanche sur 16, quand le caractère couleur se décompose en deux termes et une seule plante blanche sur 64, quand le carac-

tère couleur se décompose en trois termes.

« Toutefois, ajoute Mendel, l'explication proposée ici n'est qu'une simple hypothèse qui n'a d'autre appui que le *résultat très incomplet* de l'expérience dont on vient de parler. »

C'est donc uniquement pour justifier des classes et des *nombre des descendants* ne correspondant pas aux classes et aux nombres théoriques donnés par la loi des combinaisons que Mendel se croit autorisé à énoncer le principe de la décomposition de caractères simples en apparence en une somme de caractères indépendants, qui agiraient dans la ségrégation des hybrides chacun pour son compte. Or, j'ai montré le peu de précision qu'on pouvait attendre de l'examen pendant deux générations successives de 1.000 descendants, lorsqu'on combine trois couples de caractères différentiels; il est rare que les chiffres trouvés soient exacts à 20 p. 100 près. Cette seule réserve montre le danger qui peut résulter de l'application à la légère d'un mode de raisonnement dont la justification expérimentale ne peut pratiquement pas être obtenue.

Les croisements des espèces élémentaires de *Phaseolus* ont été repris par divers botanistes dont Tschermak, qui en a fait une étude approfondie sans pouvoir mettre en évidence des règles incontestables. Dans tous les cas, les résultats sont faussés par la stérilité partielle des hybrides et par l'incomplète ségrégation des caractères, quel que soit le nombre des unités indépendantes que l'on prétend y découvrir.

Je suis donc autorisé à conclure que les règles de l'hérédité mendélienne s'appliquent seulement avec rigueur aux croisements des variétés d'une même espèce, variétés définies par la présence ou par l'absence d'une particularité morphologique ornementale ou par un mode de condensation des réserves.

Les caractères correspondant à des discontinuités chimiques, telles que des sucres, des dextrines et des amidons, ou à des étapes équilibrées dans la série des possibilités de l'organisation, tels que la présence de 5, 8, 13, 21, 34 fleurons ligulés sur les capitules des Composées, rentrent dans le mode d'hérédité mendélienne ; ils correspondent à des états définis d'un caractère et on peut s'assurer par l'expérience que ces discontinuités sont fixables, c'est-à-dire qu'elles se propagent et subsistent par voie de génération sexuée.

* *

Les règles de Mendel, appliquées au domaine limité mais encore très vaste des croisements entre variétés de la même espèce, donnant des produits indéfiniment féconds, ont une très grande supériorité sur les règles de l'hérédité énoncées par les autres auteurs ; *elles permettent de prévoir le résultat* d'une expérience de croisement, de se rendre compte s'il y aura ou s'il n'y aura pas production de certains types stables et enfin, de faire connaître l'ampleur des expériences et la durée des tâtonnements probables, avant d'arriver à la fixation du type dérivé.

Mais ces conséquences d'ordre général ne découlent ni d'une vérification obtenue avec les *Pisum*, ni d'une série d'applications faites par Hugo de Vries, E. Tschermak, Shull, Bateson, etc., qui ont limité leur effort à l'analyse de la transmission de caractères bien délimités et séries. Elles découlent des prémisses établies par Mendel, à savoir la possibilité de distinguer les couples de caractères différentiels et leur indépendance réelle.

J'accepte, comme établie, la possibilité de découvrir des étapes dans la série des colorations lorsque, par des cultures étendues de lignées indéfini-

ment fécondes, leur auteur montre la fixité de certains stades intermédiaires. On a découvert une série d'exemples précis dans l'amélioration des Céréales et les conclusions qui en découlent sont valables.

M. Nilsson-Ehle, en particulier, chargé au Laboratoire de Svalöf d'étudier la manière de se comporter, au point de vue de l'hérédité, de la couleur des grains de Blé ou des grains d'Avoine, a montré que la couleur jaune de la plupart des variétés diffère de la couleur blanche par la superposition de plusieurs caractères jaunes ou bruns indépendants. De même, la couleur brune ou noire de l'Avoine diffère de la couleur jaune par une autre série de caractères bruns plus ou moins foncés allant jusqu'au noir. Par l'analyse de deux séries très importantes d'expériences de croisements de Blés et de croisements d'Avoines, Nilsson-Ehle est conduit à mettre en évidence au moins quinze étapes dans les changements de teinte qui vont du blanc au noir ¹. Sans doute, il manifeste une certaine hésitation à appeler chacune de ces étapes un caractère; l'œil les distingue mal et avec les confusions qu'entraînent les différences de maturité des enveloppes, ou tout simplement la plus ou moins forte lumière et les conditions de récolte qui ont une si grande influence sur la couleur du grain, il est difficile de rapporter chaque année toutes les étapes à des caractères types-étalons de la couleur brune ou jaune.

Aussi à la notion de couleur, il substitue la notion de facteur. Il trouve dans le grain d'Avoine le plus noir, sept facteurs d'intensité de couleur qu'on peut appeler

$N_1, N_2, N_3, N_4, N_5, N_6, N_7,$

auxquels correspondent les récessifs, c'est-à-dire l'absence d'activité de l'un des facteurs précédents,

$n_1, n_2, n_3, n_4, n_5, n_6, n_7.$

1. Nilsson-Ehle. Kreuzungs-Untersuch., Lund, 1909-II.

Il fait ainsi apparaître dans les tableaux des combinaisons de caractères toutes les associations de termes qui résultent du produit :

$$(N_1 + 2N_1 n_1 + n_1) (N_2 + 2N_2 n_2 + n_2) (\dots) \dots (\dots) (N_7 + 2N_7 n_7 + n_7).$$

Le calcul des combinaisons permet de prévoir que le développement de ce produit donne 128 termes différents et que la chance de trouver le terme blanc, qui a pour formule $n_1 n_2 n_3 n_4 n_5 n_6 n_7$ est $1/2187$. Autrement dit, il faut suivre 2.187 individus pour en obtenir un seul pur, blanc et immaculé et on ne peut être assuré de sa fixité que par la culture de tous ses descendants. Comment le découvrir parmi les milliers de grains grisâtres tirant sur le blanc ? En fait la vérification exacte est irréalisable ; mais la méthode met sur la voie de la production de nouveautés.

La difficulté d'appréciation devient une question toute personnelle. Tel expérimentateur placera un grain dans le groupe blanc, alors que tel autre le classera dans le gris ; en un mot, ce n'est plus l'analyse de caractères vérifiables, c'est une hypothèse qui sert de guide.

On est allé plus loin encore dans cette extension de la notion de *facteur* ; la couleur noire serait dans la plupart des cas la manifestation extérieure d'une superposition de virages dont le mécanisme chimique, pour l'anthocyanine par exemple, a été clairement exposé par Miss Wheldale au cours des dix dernières années.

J'attire l'attention sur ce fait que l'application des règles mendéliennes est justifiée dans tous les cas où les auteurs mettent en évidence de réelles discontinuités ; leur usage complète la notion de substitution des caractères, en montrant la grande va-

riété des formes que l'expérimentateur est susceptible de créer ; la répartition en tableaux des caractères indépendants et des groupements qui en résultent facilite le classement de toutes les formes existantes et fait apparaître des lacunes qu'il réussit à combler dès que l'attention est portée sur elles. C'est par une méthode analogue que les chimistes modernes ont réussi à donner en moins de cinquante années de longues séries de composés organiques, dont un tiers des éléments à peine avait été découvert dans le cours des siècles précédents. Il n'est pas douteux que cette méthode donne de précieux résultats pour le perfectionnement des variétés de Céréales, de fleurs et d'arbres fruitiers, et aussi pour le perfectionnement de nos races d'animaux domestiques.

Mais il faut se garder d'étendre cette notion de facteurs à l'analyse de caractères qui ne comportent pas de *discontinuités*. Elle devient une explication puérile et dangereuse de phénomènes qui n'ont rien de commun avec les règles de Mendel.

La conception qui veut traduire sous une forme faisant image la diversité des propriétés physiologiques héréditaires telles que la précocité, la tardivité, la résistance au froid et aux attaques des parasites me paraît être une extension dangereuse de la notion des facteurs ; leur transmission ne peut être assimilée à un processus d'ordre chimique ou virage discontinu des caractères. En généralisant l'emploi d'un langage,¹ qui n'a pas de précision et qui substitue des mots vagues aux résultats immédiats de l'observation, on court le danger de perdre le bénéfice des études faites avec des exemples

1. Cette généralisation est faite par Hagedoorn, Plate, Biffen, à tort à mon avis dans beaucoup de cas.

concrets, où l'on a pu mettre en évidence les réelles discontinuités.

Le procédé de la décomposition en facteurs ayant une existence hypothétique a pour conséquence la disparition de la cloison établie entre les notions du continu et du discontinu dans l'analyse des phénomènes naturels. Sans doute, en allant au fond des choses, toute matière est continue; mais en imaginant les atomes, je me garde bien de les faire intervenir pour expliquer les réactions, les substitutions et les combinaisons des corps simples entre eux. Les atomes interviennent pour l'analyse des phénomènes naturels à une échelle qui leur est propre et qui est du domaine de l'imagination; cette échelle est d'un ordre de grandeur tout à fait différent de celui qui caractérise l'échelle de comparaison des corps chimiques par la balance.

Quand je compare entre elles les propriétés du Potassium et les propriétés du Sodium, celles du Sodium et du Chlore, je mets en parallèle des propriétés évaluées avec les mêmes instruments de mesure, entre lesquelles je puis trouver des points communs et une unité commune. Dans cette comparaison, j'ai la notion exacte de la discontinuité profonde qui sépare ces corps; elle traduit l'impossibilité d'une transmutation d'un de ces corps en l'autre.

Il est possible de supprimer cette discontinuité en portant son examen sur la constitution intime et physique de chacun de ces corps; l'unité de constitution de la matière est une loi qui régit des phénomènes d'un autre ordre de grandeur et elle est d'une nature essentiellement différente.

En résumé, il existe un mode d'hérédité des caractères continus mis en évidence par les formules générales de l'équilibre; on traduit la plasticité de

ces caractères par l'analyse des oscillations qui correspondent à des déviations de la moyenne. Ce mode d'hérédité est général et s'applique aussi bien aux espèces qu'aux variétés.

Il existe un mode d'hérédité des *caractères discontinus*. Le plus souvent ces caractères définissent les variétés dans une espèce ; ils se substituent dans le croisement les uns aux autres sans altération de la fécondité et sans modification de l'équilibre spécifique. Le nombre de ces caractères est limité et leurs groupements selon les règles des combinaisons algébriques fournissent toutes les formes stables, différenciées et indéfiniment fécondes qu'il est possible d'obtenir de l'espèce. Ce mode d'hérédité joue un faible rôle dans l'évolution, mais explique la multiplicité des variétés horticoles et des variétés d'animaux domestiques.

Les croisements d'espèces élémentaires, caractérisés par la stérilité plus ou moins marquée des descendance dans le cours des premières générations, sont régis par des lois différentes. Il semble qu'il y ait ici *combinaison* au sens chimique du mot de certains éléments cellulaires, avec épuration suivie d'une stabilisation qui se traduit à la fois par la plus grande fécondité et par la persistance de formes intermédiaires ou de formes nouvelles. Ce mode d'hérédité *mixte* a joué le rôle essentiel dans la production des nombreuses espèces élémentaires rencontrées tant dans la nature que dans la culture et explique en partie la diversité des espèces et des genres.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Le but poursuivi en publiant cet ouvrage est de donner à l'étudiant et au philosophe une méthode pratique de classement des expériences faites et à faire sur la transmission des caractères des parents aux enfants.

Pour la clarté, j'ai limité mon examen aux caractères fixés, laissant volontairement de côté tout ce qui touche à l'évolution, c'est-à-dire l'apparition brusque de caractères nouveaux par mutation et la fixation lente et progressive de caractères acquis récemment.

La première question à résoudre lorsqu'il s'agit de faire l'examen critique d'une expérience d'hérédité est de préciser la nature des caractères transmis. Les uns, comme la taille, le poids, la résistance aux intempéries et aux maladies, se présentent à l'observateur sous la forme d'étapes successives et graduées, de telle sorte qu'entre deux étapes connues on puisse par des observations plus nombreuses en trouver une ou plusieurs intermédiaires ; ce sont des *caractères continus* au sens mathématique et philosophique.

Les *caractères discontinus* tels que, présence ou absence d'épines, réserves amyliacées ou réserves sucrées, etc... correspondent à des phases de développement d'un caractère, bien délimitées, entre

lesquelles il est impossible de multiplier indéfiniment le nombre des intermédiaires.

L'hérédité de ces deux sortes de caractères est totale, sans atténuation, lorsque l'expérimentateur a soin de prendre comme procréateurs des individus appartenant à la même lignée pure (*hérédité normale*). Cette proposition est communément admise pour la transmission des caractères discontinus; une Orge pure à grains pourvus d'épines donne toujours et indéfiniment des grains pourvus d'épines. Elle est discutée et doit être précisée lorsqu'il s'agit de caractères continus tels que la longueur des épis, le poids des grains, etc. L'hérédité n'est absolue que si l'expérimentateur compare le caractère moyen des enfants au caractère moyen de la lignée des parents.

Mais il arrive souvent, et c'est l'objet de la sélection méthodique, que les qualités des parents diffèrent de la moyenne de la lignée; en ce cas, il y a réversion, c'est-à-dire retour progressif des enfants à la moyenne. On dit que *l'hérédité est fluctuante*; ses règles sont celles des équilibres réversibles. Il est commode de se rappeler que réversibilité et continuité sont des modalités constamment associées ¹.

Il est possible d'analyser les phénomènes de *l'hérédité fluctuante* en tenant compte de cette propriété. Quételet a montré que les séries des coefficients numériques du développement de l'expression $(a + b)^n$ traduisent l'équilibre des caractères continus d'une population homogène. La précision dépend du nombre des observations n ; chaque observation se place dans une classe d'intensité du caractère et les observations d'une même classe

1. Cette règle a été exposée en 1911 par M. René Berthelot à un point de vue général.

sont d'autant plus nombreuses que la classe correspondante est plus rapprochée de la moyenne, c'est-à-dire de la *position d'équilibre du caractère*. Galton a traduit le même résultat en admettant qu'à toute déviation de l'équilibre correspond une réaction équivalente manifestée par une *régression* de la descendance de l'individu dévié vers la position d'équilibre. Pearson et Davenport ont précisé cette conception et donné des formules algébriques de *déviatiôn standard* avec calcul des erreurs probables.

Grâce à ces procédés, il est possible d'éliminer de l'étude de l'hérédité les difficultés qui résultent de la variation continue des caractères. La transmission des positions d'équilibre se fait d'après les règles qui régissent la transmission des caractères discontinus.

L'*hérédité anormale* renferme tous les exemples connus de transmission des caractères à la suite d'hybridation, de métissage ou de croisement de lignées distinctes par une ou plusieurs séries de caractères.

J'ai montré la possibilité de fixer des lignées hybrides mixtes indéfiniment fécondes et j'appelle *hérédité mixte* le processus de fusion des caractères des parents en un équilibre stable.

Il est intéressant de constater que les exemples d'*hérédité mixte* sont souvent offerts par le mélange sexuel d'espèces éloignées, parfois classées dans des genres différents par les systématiciens. La connaissance de ce mode d'hérédité permet d'entrevoir des découvertes nombreuses et importantes relatives à l'origine des animaux domestiques et des plantes cultivées dont les ancêtres sauvages sont inconnus ou disparus.

La juxtaposition des caractères des deux parents sur certains hybrides, ou même sur certaines parties

des grappes florales, des fleurs et des fruits de ces hybrides, correspond à un autre mode d'hérédité que j'ai nommé *hérédité en mosaïque* ou encore *hérédité naudinienne*, en l'honneur du savant français Charles Naudin qui l'a découverte ; il correspond à des hybrides d'espèces ou de genres différents.

Comme cas extrême de l'hérédité en mosaïque, j'ai exposé à part les exemples d'*hérédité unilatérale* chez lesquels les caractères d'un seul des parents sont transmis à la progéniture. On les connaît encore sous le nom de *faux hybrides*, donné par Millardet, professeur de l'Université de Bordeaux, qui en a découvert les exemples les plus caractéristiques.

A l'opposé des *hybrides entre espèces et genres divergents*, qui mettent en évidence des combinaisons ou des associations complexes de caractères, je place les résultats du croisement des variétés avec leur espèce, ou du croisement des variétés d'une même espèce entre elles. Les hybrides qui en résultent sont indéfiniment féconds et offrent le mode d'*hérédité alternante*, appelé aussi *hérédité mendélienne* en l'honneur du moine tchèque Mendel qui l'a exposée pour la première fois. Ce mode de transmission consiste en une véritable substitution de phases discontinues du même caractère, suivant des règles qui rappellent les lois de substitution des divers états d'un corps dans les complexes chimiques.

J'ai essayé de montrer que les lois de Mendel ne s'appliquent dans toute leur rigueur qu'aux caractères indépendants et discontinus et qu'il y a incorrection à vouloir, comme la plupart des Génétistes du début du xx^e siècle, les étendre à la transmission de tous les caractères qu'il est possible d'isoler et d'associer par couples sur les parents de l'hybride ; ce ne sont pas les règles qui sont en défaut ; les

erreurs proviennent de la confusion des notions opposées.

En résumé, les faits qui font partie du domaine de l'hérédité expérimentale peuvent être classés en trois grandes catégories :

L'hérédité fluctuante comprendra toutes les recherches qui traitent exclusivement de la transmission des caractères continus; ses règles sont celles de l'équilibre. Il y a lieu de les appliquer à de grands nombres et de prendre pour les traiter les précautions qui s'imposent pour l'analyse des observations physiques.

L'hérédité mixte avec ses formes particulières et exceptionnelles, l'hérédité en mosaïque et l'hérédité unilatérale, correspond à des combinaisons complexes des tissus des parents qui entraînent des altérations profondes de la fécondité. Elles provoquent des modifications importantes dans l'équilibre des fonctions essentielles et ne suivent pas des règles uniformes et générales. Les affinités particulières des lignées combinées permettent seules de prévoir le résultat des croisements. Il y a lieu de les traiter avec les méthodes propres aux sciences chimiques, par groupes de composés offrant des réactions analogues.

L'hérédité alternante renferme les cas, bien étudiés depuis une quinzaine d'années, où les produits de l'hybridation sont à chaque génération aussi féconds que les parents. Elle correspond aux modifications extérieures des différents états discontinus d'un caractère commun aux deux parents, donnant lieu à des virages, à des condensations, ou à des substitutions. Ses règles sont générales et applicables sous la forme de formules algébriques, sans tenir compte de la constitution intime des autres caractères des lignées croisées.

*
* *

Il n'est donc pas sans intérêt de comparer les phénomènes de l'Hérédité aux faits étudiés en Physique et en Chimie. Les lois de l'équilibre sont évidemment les mêmes dans ces différents ordres de sciences et il est probable que des rapprochements entre leurs applications mettront en évidence des analogies utiles pour leur perfectionnement réciproque.

La notion d'hérédité se confond avec celle de la permanence de la forme ; elle se traduit par le fait que l'individu reproduit le *semblable*. Mais il faut avoir soin de préciser s'il s'agit du semblable dans l'espace ou du semblable dans le temps. Quelles différences entre l'enfant et l'adulte ! entre l'adulte et le vieillard ! et surtout entre la Chenille et le Papillon ! Il ne peut donc être question de faire de la continuité de la matière et de la permanence dans le temps le critérium de l'hérédité. Il n'y a pas identité, il y a répétition périodique de phénomènes semblables.

Dans la vie des individus il y a deux époques particulièrement favorables aux comparaisons ; l'état adulte, qui se traduit pour certains animaux, comme les Papillons, par la métamorphose d'un embryon en un Insecte reproducteur, et l'état d'œuf ou de graine, quand l'individu reste durant plusieurs semaines ou plusieurs mois à l'état de vie ralentie.

La croissance d'un cristal, dans une solution saturée, offre des analogies avec la croissance de la graine. Le Sulfate de soude en dissolution concentrée dans l'eau arrive peu à peu à un état de sursaturation au cours duquel un changement très léger, soit dans l'évaporation, soit dans la température ambiante, provoque une véritable métamorphose, c'est-à-dire une modification profonde dans le grou-

pement visible des éléments; le cristal solide croît avec une rapidité remarquable pour atteindre une position d'équilibre avec répartition nouvelle des éléments constituants, à savoir une concentration des molécules dans le cristal, un épuisement, avec déchet encore notable, des eaux mères. Il en est de même toutes les fois qu'il y a changement d'état physique; le système chimique n'est pas modifié.

Les physiciens¹ ont mis en évidence des phases particulières dans les tensions d'un même système chimique qu'ils ont nommées : état de repos, état d'équilibre, état de mouvement.

L'état de repos est dû à ce que les forces actives ou *puissance de transformation* sont inférieures aux forces passives ou *résistances*, frottement, viscosité et autres liaisons intérieures du système.

L'analogie avec l'état des bourgeons au repos automnal, avec l'état des graines mûrissant ou qui viennent d'être récoltées est frappante. Malgré la température et l'humidité convenables, les bourgeons du Lilas n'éclatent qu'au printemps bien que la jeune grappe et tous les aliments nécessaires à sa croissance soient disponibles dès le mois d'octobre, à la chute des feuilles. De même, les Pois récoltés en juillet et semés en août germent mal ou pas du tout; plusieurs mois de repos les mettent dans l'état de tension convenable pour germer.

Les transformations spontanées et lentes qui se passent dans la dissolution saline non saturée en présence d'un excès de sel, celles qui se produisent dans la *maturation* du bourgeon et de la graine peuvent être accélérées par les mêmes moyens. L'évaporation rapide par un courant d'air puissant qui

1. H. Le Chatelier et G. Mouret. Les équilibres chimiques. *Revue générale des Sciences*, 28 février et 15 mars 1891.

enlève une certaine quantité d'eau met la dissolution dans l'état *d'équilibre physique* préparatoire à la cristallisation; la dessiccation prolongée du bourgeon ou de la graine, ou même l'action aussi puissante du chloroforme qui déshydrate les tissus profonds, mettent les organes dans l'état *d'équilibre physiologique* préparatoire à la croissance. Le retour aux conditions de repos est encore possible, mais le moindre excès dans le sens de la concentration moléculaire détermine la cristallisation ou le départ de la végétation.

La croissance du cristal dans sa solution est d'autant plus lente que les liaisons qui accompagnent l'état de dissolution sont fortes et non négligeables par rapport à l'ensemble de la transformation. De même, pour activer la croissance des torions d'Asperges hors de saison, on complète l'action préalable de la dessiccation par un forçage à la vapeur d'eau à 60 degrés; en quelques semaines les griffes bourrées de réserves pesant deux kilos donnent quatre kilos de torions succulents et laissent un squelette ligneux, spongieux, pesant moins d'une livre.

Les *tensions*, pression internes, température, force électromotrice qui sont les trois facteurs de la mise en état d'équilibre de la dissolution saline ont leurs analogues dans les *tensions osmotiques* des tissus de la griffe de l'Asperge, des bourgeons du Lilas, de la graine de Pois.

On sait mesurer ces tensions osmotiques en plasmolysant les cellules, siège des modifications préparatoires à l'équilibre physiologique; il faut des concentrations croissantes d'Azotate de potasse ou de Glucose dans les réactifs plasmolysants pour faire équilibre aux tensions croissantes qui naissent avec le temps dans les tissus dont l'état de repos n'est qu'apparent.

L'état de repos physiologique du bourgeon et de la graine est comparable à tous les points de vue à l'état de repos physique des dissolutions salines ordinaires. Les *tensions* qui préparent les phases de la métamorphose des cellules et des organes sont exactement celles qui modifient les dissolutions pour aboutir à la cristallisation. Dans les deux cas les modifications physiques sont *réversibles*. Il est possible de les arrêter au cours de toutes leurs étapes et de revenir, avec les précautions nécessaires pour éviter la destruction des tissus, au repos physiologique. Les études faites sur le gel et le dégel des végétaux sont tout à fait probantes à ce point de vue.

Il y a dans la vie de l'individu une phase irréversible, c'est la période de préparation des éléments sexuels. J'ai eu l'occasion de montrer, à propos du développement parthénogénétique des pseudo-graines de plusieurs hybrides¹ que les cellules mères des grains de pollen, que les cellules mères du sac embryonnaire sont susceptibles de prendre un développement végétatif aussi longtemps que la *réduction chromatique* de leurs noyaux n'est pas réalisée. Grâce à cette réduction il se produit une véritable discontinuité, la substitution d'un système moléculaire à un autre, qu'il faut bien se garder de confondre avec les phases de repos du bourgeon et de la graine mûre.

L'élément mâle (déshydraté ou) épuisé par la destruction d'une grande partie de sa masse est voué à la mort, à moins qu'il ne soit transporté rapidement à l'intérieur d'une masse protoplasmique femelle capable de rétablir l'équilibre. C'est

1. Blaringhem. Parthénogénèse des Végétaux supérieurs, *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1910.

ce qui a lieu dans la fécondation normale ; l'épuisement de l'un des éléments reproducteurs est exactement compensé par l'accumulation de matériaux convenables dans l'élément sexuel opposé. L'ensemble reproduit un système en équilibre qui jouit de toutes les propriétés du premier système végétatif.

L'objet de l'*hérédité normale* est d'étudier les successions de ces phénomènes continus et réversibles ; les légères déviations de concentration des matériaux qui résultent de la fusion de deux cellules spécialisées ne sont pas plus considérables que celles qui résultent de la distribution particulière des bourgeons sur le même organisme. C'est pourquoi les règles de l'hérédité normale sont celles de la divergence des bourgeons d'un même individu. Le système est maintenu dans les mêmes conditions générales d'équilibre, qu'il y ait fragmentation des bourgeons à l'état de repos, ou à l'état de croissance végétative, ou à l'état d'œuf légitime, c'est-à-dire résultat de la fusion d'éléments sexuels développés sur le même individu ou sur deux individus de la même lignée pure.

Autrement dit l'étude de l'*hérédité normale* se ramène à celle des concentrations et des dissolutions d'un système en équilibre. La discontinuité sexuelle est effacée par la reconstruction de l'œuf à partir d'éléments qui sont exactement compensés ; l'ensemble de l'organisme n'a pas changé de constitution chimique au sens propre du mot.



Les phénomènes sont tout autres lorsqu'il y a fécondation illégitime, c'est-à-dire production d'un œuf à la suite de la fusion d'éléments sexuels hétérogènes, non exactement compensés. Les faits mis

en relief dans cet ouvrage montrent qu'il y a lieu de distinguer les cas où la fécondité du produit est altérée de ceux où la fécondité est maintenue. J'ai donné le nom de *variétés d'une même espèce* aux formes distinctes et discontinues qui se croisent sans altération de la fécondité. Le moment est venu de préciser ma pensée en prenant encore des points de comparaison parmi les phénomènes physico-chimiques.

Les variétés d'une même espèce, dans mon hypothèse, correspondent à des discontinuités physiques n'altérant pas la constitution chimique du protoplasma cellulaire, mais provoquant des condensations diverses de certains éléments particuliers du protoplasma propre à l'espèce.

La variété de Maïs à grains sucrés a une composition chimique identique à celle de l'espèce de Maïs à grains amylacés dont elle dérive; elle n'en diffère que par l'état particulier de condensation des hydrates de carbone qui se déposent dans l'albumen au cours de la maturation de la graine.

De même les variations de couleur rouge des tiges du Pois, allant du rouge sombre au rose imperceptible qui n'est point l'albinisme parfait, correspondent à des discontinuités dans la condensation locale des sucres; l'abondance de glucose dans le plasma des cellules colorées fait virer au rouge vif un chromogène qui reste pâle lorsque les hydrates de carbone de réserve ne sont pas condensés sous la forme particulière du glucose.

Il résulte de cette conception qu'on peut trouver une, deux ou trois étapes dans la condensation moléculaire des corps qui donnent naissance à une ou deux variétés; mais ces étapes sont peu nombreuses; elles correspondent à des discontinuités physiques dans l'arrangement des mêmes molécules.

Le Sulfate de soude fournit un exemple commode

pour mettre en évidence ma pensée. Il donne lieu aux phénomènes de dissolution et de cristallisation ordinaires, modifications purement physiques et réversibles entre deux états; mais il possède *trois* formes solides, la forme anhydre, la forme cristalline renfermant 7 molécules d'eau de constitution et la forme cristalline possédant 10 molécules d'eau de constitution. Les dissolutions de ces trois solides dans l'eau appartiennent à l'espèce Sulfate de soude — So^4Na^2 — ou à l'une ou l'autre de ses deux variétés $\text{So}^4\text{Na}^2 + 7\text{H}^2\text{O}$ et $\text{So}^4\text{Na}^2 + 10\text{H}^2\text{O}$. L'un ou l'autre des trois solides peut être pris à volonté pour espèce originelle, par exemple l'espèce Sulfate de soude anhydre. Chauffée en tube scellé, la dissolution de sel anhydre se transforme, au bout d'un certain temps, dans le sel à 7 molécules d'eau; la même dissolution chauffée à l'air libre donne le sel à 10 molécules. Il est évident que les tensions différentes (pressions) provoquent l'une ou l'autre cristallisation, sans modifier la nature chimique propre à l'espèce So^4Na^2 .

Mais il est impossible de confondre les tensions particulières de l'eau qui participe à la formation des sels hydratés avec la tension propre de l'eau de dissolution; celle-ci seule forme avec l'espèce chimique différente un mélange à proportions variables continues et réversibles sans destruction de l'édifice moléculaire; l'eau de constitution au contraire donne trois états d'équilibre moléculaire propres à l'espèce; ces trois états forment une suite discontinue et irréversible aussi longtemps qu'on ne fait pas intervenir un facteur important, étranger au système dissous.

La discontinuité moléculaire apparaît clairement si l'on étudie les variations de solubilité de ces trois états cristallins dans l'eau en fonction de la température. Les courbes données par Lœwel montrent

que les tensions internes de ces trois formes de So^4Na^2 sont très différentes et discontinues; tout se passe comme s'il s'agissait de sels ayant une constitution chimique différente (fig. 19); mais à d'autres points de vue la substitution d'une variété à l'autre est réalisable par la seule intervention d'agents physiques de condensation.

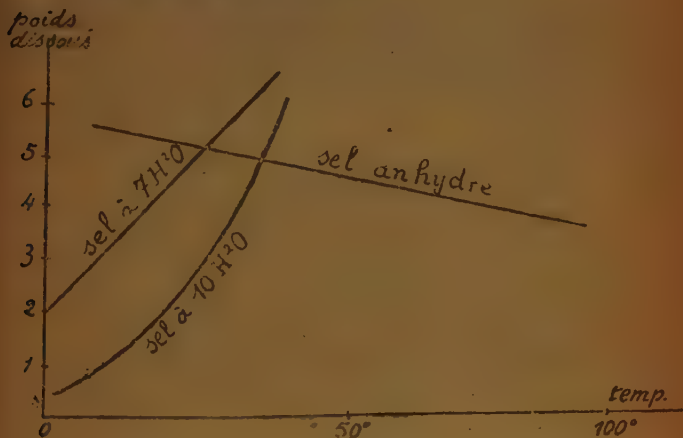


Figure 19.

Les faits sur lesquels repose mon hypothèse relative à la notion de variété sont fournis par les résultats desensemencements de la solution saturée de Sulfate de soude. La même dissolution donne indifféremment du Sulfate de soude cristallisé à 10 molécules d'eau, du Sulfate de soude à 7 molécules d'eau ou du Sulfate de soude anhydre suivant qu'on y laisse tomber un fragment de Sulfate de soude à 10 molécules, de Sulfate à 7 molécules, ou de Sulfate anhydre. La nature du *germe* cristallin introduit dans la solution sursaturée, si petit soit-il, déter-

mine la métamorphose de la solution dans un état ou dans l'autre; autrement dit, les tensions moléculaires, discontinues, propres au germe, mettent en jeu des tensions identiques dans le système en équilibre instable constitué par la solution sursaturée de l'espèce Sulfate de soude.



Figure 20.

Il en est de même dans les phénomènes de l'hérédité *alternante*. L'expérience suivante, facile à réaliser, en donne la preuve. Trois épis de Maïs à grains sucrés sont isolés à l'intérieur de sacs de papier parcheminé; lorsque les stigmates sont bien développés j'apporte sur l'un d'eux du pollen de Maïs à grains amylacés, tous les grains se développent en grains ronds de Maïs amylacés sans exception; je saupoudre l'autre de pollen de Maïs sucré, tous les grains auront un albumen sucré et ridé; je saupoudre le troisième d'un mélange de pollen provenant de Maïs amy-

lacé et de Maïs sucré, l'épi qui en résulte est une mosaïque de grains amylacés *a* et sucrés *s* (fig. 20).

Tout se passe comme si les ovules des épis du Maïs sucré étaient autant de petites cases remplies d'une même solution sursaturée (en réalité, saturation est ici état de tension particulière aux organes qui attendent la fécondation); le pollen apporte les éléments qui compensent les tensions sexuelles et de plus chaque germe particulier fait évoluer l'albumen (véritable embryon) selon la variété à laquelle il appartient, c'est-à-dire selon le type de condensation qui est propre au germe.

Or ce langage, *condensation qui lui est propre*, n'est pas une image; c'est une réalité physique. L'examen microscopique révèle que l'albumen de l'embryon amylacé est bourré de grains d'amidon, c'est-à-dire de leucites particuliers composés de zones de condensation concentriques autour d'un centre d'attraction et la lumière polarisée permet d'y mettre en évidence la croix noire caractéristique des corps à constitution lamellaire; l'albumen de l'embryon sucré est bourré d'une matière amorphe, l'amylo-dextrine, qui se comporte d'une manière toute différente, en particulier, pour ce qui concerne sa dissolution dans l'eau.

En physique, on explique les transformations brusques et la stabilité des états particuliers d'un même sel par la quantité de chaleur dégagée. Il serait intéressant de montrer que la *dominance* est l'apanage de l'état particulier de condensation qui donne naissance à la plus forte tension interne dans les molécules du germe correspondant; cette vérification est presque certaine pour les croisements des variétés à réserves amylacées et des variétés à réserves sucrées d'une même espèce; je poursuis des recherches du même ordre pour d'autres caractères de variétés.

On peut expliquer par la même hypothèse l'influence, qui n'est pas nulle, des conditions extérieures climatériques ou de nutrition générale sur la dominance. Les modifications de pressions exercées sur la solution de Sulfate de soude anhydre portée à l'ébullition en vase clos font naître les tensions propres à la cristallisation dans le système à 7 molécules d'eau, ou les tensions propres à la cristallisation dans le système à 10 molécules d'eau. Il est facile d'imaginer des conditions de climat, de température et d'humidité capables de modifier la

dominance dans un couple donné de caractères différentiels.

Les modifications de tension doivent être actives au moment de la maturation sexuelle, soit qu'elles agissent sur la solution sursaturée qui est, dans notre image, le sac embryonnaire à maturité, soit qu'elles agissent sur le germe qui est dans le pollen. Le mécanisme des tensions mises en jeu dans les expériences de parthénogénèse artificielle, à l'aide de facteurs physiques ou de solutions salines, appartient à la même série de phénomènes que j'étudierai en détail ailleurs à propos de l'hérédité des caractères acquis.

■
* *

Le raisonnement suivi ci-dessus n'est valable que si l'on admet l'*indépendance absolue* des corps particuliers qui donnent lieu aux caractères de dominance et de récessivité. J'ai longuement insisté sur la nécessité de cette condition pour l'application rigoureuse des lois de l'hérédité alternante.

Je vais chercher à mettre en évidence ce qui se passe lorsque certaines liaisons, plus ou moins fortes, existent entre les corps combinés dans l'œuf pour fournir l'ensemble des caractères d'une lignée et, pour y réussir, je vais encore prendre un exemple dans les phénomènes de la cristallisation des solutions salines.

Le *gypse* chauffé donne du Sulfate de calcium anhydre connu vulgairement sous le nom de plâtre. Mis au contact d'une quantité d'eau convenable, le plâtre se dissout et donne une solution sursaturée qui bientôt fait prise; le Sulfate de calcium amorphe se transforme en une masse cristalline, correspondant à la précipitation de l'hydrate $\text{So}^4\text{Ca} + 2\text{H}^2\text{O}$, peu soluble, dont les aiguilles s'enchevêtrent dans tous les sens; le phénomène est

connu sous le nom de *prise* ou durcissement du plâtre, mots qui donnent une image assez juste des modifications de tensions moléculaires correspondantes.

Si l'on remplace l'eau par une dissolution étendue de gélatine dans l'eau chaude, la prise du plâtre est beaucoup plus lente, les cristaux formés sont notablement plus petits et leur forme d'aiguilles n'est plus apparente. Selon la teneur en gélatine de la dissolution, selon la température à laquelle se produit la réaction, les phénomènes de la prise sont très variables, tant au point de vue de la rapidité du durcissement qu'au point de vue de la taille et de la forme des éléments précipités. On se rend bien compte que l'enrobage de chacun de ces éléments dans la gaine de gélatine qui l'entoure modifie les tensions particulières qui déterminent la cristallisation du Sulfate de chaux dissous dans l'eau pure.

Le résultat de la prise du plâtre en dissolution dans l'eau gélatinée est la formation d'un *stuc*, pierre plus compacte et plus homogène que le plâtre dissous dans l'eau pure. Le stuc peut être poli, propriété qui correspond à la petitesse des éléments renfermés dans la trame de gélatine par rapport à la taille des éléments cristallins du plâtre pur. On conçoit que par des variations convenables de la teneur en gélatine de la dissolution, on puisse obtenir une série d'intermédiaires dans la rapidité des prises et dans la dureté des pierres. Autrement dit, les liaisons des corps accessoires qui constituent la charpente moléculaire des pierres de stuc peuvent faire disparaître les manifestations de la discontinuité qui existe entre les états amorphe et cristallin du Sulfate de chaux.

Des phénomènes analogues doivent se produire lorsqu'on croise entre elles des formes d'une même

espèce différant par une série de caractères différentiels. A moins d'indépendance absolue des caractères, cas qui n'est pas le plus fréquent, les disjonctions doivent traduire par des irrégularités, soit dans la dominance, soit dans les pourcentages des retours, traduisant les modifications de tensions qui résultent de l'interaction des caractères associés.

Reprenant les exemples de croisement d'Orges à deux rangs qui ont été exposés page 233, je constate que la dominance du caractère grains à épines β sur le caractère grains lisses α est complète dans tous les croisements de formes appartenant à l'espèce d'Orge à épis arqués et que les disjonctions suivent les règles de l'hérédité alternante. Mais ces règles ne sont plus valables lorsque je croise entre elles les variétés à épines et sans épines de l'espèce d'Orge à épis dressés; la disjonction n'a plus lieu du tout pour les croisements où intervient l'espèce d'Orge à grains nus. Ces différents résultats mettent en évidence des corrélations, des liaisons de plus en plus fortes entre les corps qui provoquent le développement des épines et la courbure des épis arqués ou la compacité des épis dressés, ou l'adhérence des glumelles aux grains, *corps différents* pour chacune de ces *trois espèces d'Orges*.

L'analyse de ces liaisons est extrêmement délicate et l'absence de règles numériques ne permet pas d'y apporter une grande clarté. Il y a autant de cas possibles qu'il y a d'opérations, de même qu'il y a autant de *stucs* qu'il y a de proportions variables de solutions de gélatines et de plâtre. L'incompatibilité des corps associés se traduit par des prises imparfaites. Le succès dépend aussi en grande partie des circonstances ambiantes, alors que l'influence de ces circonstances paraît négligeable lorsqu'on associe entre eux certains des corps ayant de grandes

analogies, c'est-à-dire offrant des liaisons simples et indépendantes.

De même, dans les croisements de types hétérogènes, il apparaît des liaisons multiples et délicates, qui gênent la ségrégation d'autant plus que les caractères opposés dépendent plus étroitement les uns des autres. Dans les cas extrêmes, et ils sont nombreux, les liaisons sont telles que les règles mendéliennes ne sont plus applicables et que les circonstances accessoires déterminent seules les résultats des croisements.

En résumé, les règles de l'hérédité alternante, dont le domaine est limité aux croisements indéfiniment féconds, permettent de supposer que les couples de caractères mis en jeu sont l'expression d'étapes d'un même caractère, comparables aux étapes discontinues des solutions d'un même sel qui se trouverait à des états de concentration différente dans les sucs cellulaires. C'est pourquoi on peut appeler les croisements correspondants des croisements équilibrés; rien d'essentiel n'est modifié par le mélange des éléments sexuels et on passe d'une forme à l'autre sans modification de substance, mais par des sauts brusques dans la concentration des éléments cellulaires.

J'en déduis la définition suivante d'une *variété régressive* : c'est une *variation stable de l'espèce qui correspond à un état particulier de dissolution dans le plasma cellulaire de corps susceptibles de prendre plusieurs états de dissolution et n'ayant pas de liaisons essentielles avec les autres éléments du plasma.*

■
* *

A l'opposé des *croisements équilibrés*, qui offrent avec l'hérédité normale la propriété de donner naissance à des lignées indéfiniment fécondes, je

place les véritables hybrides d'espèces différentes ou *croisements déséquilibrés* au cours desquels se produisent des *échanges de substance*. Le mélange protoplasmique, quand il peut se produire, donne naissance à des composés chimiques nouveaux, à *des espèces nouvelles*. Dans tous les cas, on constate une altération profonde des qualités, accompagnée de phénomènes aberrants qui aboutissent d'ordinaire à la stérilité absolue lorsque l'équilibre cellulaire est trop profondément modifié.

Les combinaisons chimiques se distinguent essentiellement des phénomènes physiques de la dissolution et de la cristallisation par leur *irréversibilité*. Ce qui frappe dans leur étude, c'est leur indépendance presque absolue des facteurs physiques externes ; les réactions sont déterminées par les propriétés internes et spécifiques, par l'*affinité* des corps mis en présence.

Le mot *affinité* n'apporte aucune explication ; il traduit l'ignorance des causes des échanges et cela aussi bien dans les sciences chimiques que dans les sciences biologiques. Il est intéressant de constater que les alchimistes du XVIII^e siècle, et Boerhave en particulier, exprimaient les affinités des corps chimiques les uns pour les autres par des images empruntées à la biologie : « La force ou affinité qui détermine la combinaison des corps dissemblables, dit-il, détermine une union qui est une sorte de mariage, l'action étant moins une désagrégation violente qu'une union intime procédant plutôt de l'amour que de la haine. »

L'idée de *mesurer* les affinités des corps chimiques entre eux remonte au début du même siècle. Geoffroy l'aîné avait imaginé des tables qui corresponaient assez exactement aux listes actuellement connues des hybrides réalisés ou probables. Lavoie-

sier émit l'opinion que l'on pourrait résoudre la question par l'étude des dégagements de chaleur au cours des combinaisons : « L'équilibre entre la chaleur qui tend à écarter les molécules et leurs affinités réciproques qui tendent à les unir, dit-il, peut fournir un moyen de comparer entre elles les affinités. » Marcellin Berthelot établit rigoureusement le *principe de travail maximum* par ses recherches thermochimiques au cours des échanges des molécules des corps réagissant l'un sur l'autre. Le sel le plus stable, qui prédomine dans la solution, est celui qui dégage le plus de chaleur au moment de sa formation.

Cette règle détermine les affinités qui peuvent être mesurées dans chaque cas particulier par les dégagements de chaleur correspondants.

Il existe donc un moyen d'évaluer la force d'union des constituants des composés chimiques; la température du milieu limité où se produit la combinaison s'élève d'autant plus que l'équilibre chimique nouveau est plus stable. La Chaux hydratée dégage une quantité énorme de chaleur au cours de sa formation à partir de la Chaux vive et de l'eau; la combinaison nouvelle est très stable et de plus les composants ne peuvent rester en présence sans donner lieu à une fusion intime des éléments. Par contre l'affinité du Sulfate de fer pour le Sulfate de potassium est très faible; le composé Sulfate double de fer et de potassium ne dégage pas de chaleur sensible au cours de sa formation et il diffère à peine par ses propriétés du mélange de Sulfate de fer et de Sulfate de potassium, lequel persiste presque indéfiniment à l'état de mélange.

Des transitions analogues entre les véritables combinaisons et les mélanges existent dans le domaine de l'hybridation. Le croisement du Blé et de l'Égilope, mauvaise herbe du midi de la France,

se produit spontanément et donne lieu à une combinaison intime des protoplasmas, combinaison très stable connue sous le nom d'*Ægilops Speltæformis*; Jordan l'a décrite comme une bonne espèce élémentaire indéfiniment féconde et intermédiaire entre les Blés cultivés et les *Ægilopes*. La mosaïque des caractères offerte par le Cytise d'Adam, par les Linaires et les *Daturas* hybrides montre côte à côte et sur les mêmes organes des fusions et des juxtapositions de caractères, c'est-à-dire un mélange dont les composants sont visibles à l'œil nu, dispersés au milieu de la combinaison hybride. Il y a de fortes présomptions pour que les affinités protoplasmiques des Blés et des *Ægilopes* soient d'un degré supérieur à celles des Linaires à fleurs jaunes et des Linaires pourpres; le premier groupement se reproduit par le semis, le second se dissocie par la reproduction sexuée et parfois aussi par multiplication végétative.

Bien que je n'aie actuellement qu'un petit nombre de faits précis pour donner une force démonstrative à l'hypothèse suivante, je l'expose cependant pour en provoquer l'examen et la critique :

« Ayant présents à l'esprit le *principe du travail maximum* et les conséquences qui en résultent au point de vue de la stabilité des combinaisons chimiques, qu'il s'agisse de solutions salines ou de composés organiques, je trouve dans les forces d'attraction et de contraction après mélange des éléments protoplasmiques vivants l'expression mécanique des affinités des espèces susceptibles d'être combinées par le croisement.

Entre plusieurs combinaisons possibles, la plus stable, qui sera sans doute aussi la plus fréquemment réalisée, est celle qui produit le travail maximum, c'est-à-dire la cohésion la plus étroite des éléments combinés. »

Pour mettre cette hypothèse à l'épreuve, il faut tenir compte non seulement des lois de l'osmose mais aussi, des phénomènes de la plasmolyse et des échanges entre les cellules et le milieu ambiant, mis en évidence par les recherches de Hugo de Vries et d'Overton. Ils sont dominés par la solubilité des molécules susceptibles d'être échangées soit par l'intermédiaire de l'eau, soit par l'intermédiaire des graisses liquides (cholestérines).

La présence de ces deux types de solvants a été constatée dans tous les protoplasmas.

Overton a montré en particulier que :

plus la substance est soluble dans l'eau, plus elle pénètre lentement dans la cellule vivante ;

plus la substance est soluble dans l'éther, le benzol, les huiles et graisses liquides, plus elle pénètre rapidement dans les cellules vivantes.

La force narcotisante (ou suppression de tension dans le protoplasma) d'une substance peut être mesurée par son coefficient de partage entre l'huile et l'eau et être mise en valeur sous la forme du rapport $\frac{\text{solubilité dans l'huile}}{\text{solubilité dans l'eau}}$.

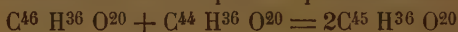
Ces résultats expliquent les échanges des cellules avec le milieu ambiant et il est très probable qu'ils expliquent aussi les échanges entre les micelles constituant des plasmas cellulaires au cours de l'hybridation.

La mécanique intracellulaire qui fournira l'explication des attractions donnera aussi la clef des répulsions et de l'indifférence des éléments constitutifs des noyaux et des protoplasmas. Dans ce domaine, presque tout est à faire et on ne peut actuellement ni donner une méthode de travail, ni prévoir les résultats. Il faut se contenter d'examiner les circonstances qui mettent en jeu les forces en équilibre.

*
* *

Tout se passe dans l'ovule mûr, au cours de la fécondation, comme s'il y avait réellement dissociation des éléments et combinaison au sens chimique du mot.

Je n'en rapporte qu'un exemple emprunté au mode d'hérédité mixte et qui est probant. Les Cépages *Aramon* et *Teinturier* renferment, en particulier dans leurs grains de raisins, des pigments qui ont été l'objet d'analyses chimiques par M. Armand Gautier; ils sont formés de la combinaison de corps simples C, H, O, condensés selon des formules analogues, $C^{46} H^{36} O^{20}$ et $C^{44} H^{36} O^{20}$. L'hybride de ces deux cépages, le *Petit Bouchet*, possède lui-même un pigment de formule $C^{45} H^{36} O^{20}$; on peut écrire la réaction qui s'est produite dans l'œuf:



M. Armand Gautier a édifié sur ce résultat le principe de la coalescence des plasmas vivants qui explique, selon lui, la majeure partie des phénomènes de succession des espèces les unes aux autres et il n'y a pas de raison fondamentale à opposer à sa manière de voir.

Bien plus, tous les faits d'hérédité mixte et d'hérédité en mosaïque se passent comme si les échanges cellulaires étaient imparfaits et donnaient naissance à des résidus. Dans le premier mode, les combinaisons sont le cas général et les ségrégations cellulaires l'exception; dans le second mode, la combinaison qui s'est maintenue pendant toute la durée de la vie végétative de l'hybride disparaît avec l'âge au voisinage des organes sexuels et laisse un résidu plus stable qui est le retour complet à l'un ou à l'autre des parents.

La phase sexuelle qui permet les combinaisons hybrides et met en évidence les résidus constitue le

crible des équilibres spécifiques; elle est dans tous les cas la phase critique pour l'équilibre nouveau. C'est dans le voisinage des organes floraux, presque toujours dans la fleur et même seulement à l'époque très précise de la réduction chromatique que se produit la lutte entre les combinaisons plus ou moins stables. Et cette lutte qui n'est que la mise en œuvre des forces d'attraction des diverses combinaisons possibles pour les corps qui doivent les nourrir, leur permettre de croître et de se diviser pour se perpétuer, cette lutte, dis-je, est parfois si violente qu'on assiste sous le microscope à leur destruction réciproque. Dans les ovules apogames des *Alchimilles*, l'embryon hybride est digéré par une ou quelques cellules de l'endosperme qui prennent un développement inusité et dévorent tout ce qui se trouve à leur portée; les cellules nourricières des grains de pollen dévorent les grains de pollen en formation dans un grand nombre des formes hybrides stériles.

Parfois aussi l'indifférence l'un pour l'autre des éléments associés dans l'hybride l'emporte sur les forces d'attraction; la ségrégation s'ensuit avec retours aux espèces parentes. Une excellente preuve en est fournie par les répartitions singulières des chromosomes dans la préparation des éléments sexuels du *Drosera intermedia*, hybride du *Dr. longifolia* et *Dr. rotundifolia*. Les cellules végétatives renferment 30 chromosomes; on pourrait s'attendre à obtenir des éléments sexuels à 15 chromosomes et il en serait ainsi s'il y avait combinaison intime comme dans les cas du pigment des Vignes étudié par M. A. Gautier. Chez le *Drosera* hybride, au contraire, les noyaux mères des grains de pollen de l'hybride se divisent de telle sorte qu'il réapparaît côte à côte quatre groupes dont deux à 20 chromosomes et deux à 10 chromosomes;

les premiers donnent des grains de pollen identiques à ceux du *Drosera longifolia*, les seconds des grains de pollen identiques à ceux du *Drosera rotundifolia*. La ségrégation est complète; l'hybride disparaît dès la première génération.

Les hybrides stériles, qui sont si nombreux, paraissent être un cas compliqué des deux précédents; les éléments sexués sont résorbés ou n'arrivent pas à se différencier dans les massifs de cellules végétatives où ils devraient trouver place.

La stérilité relative des Blés-Ægilops est un autre cas moins accentué; il semble qu'on peut expliquer, par une épuration du complexe hybride au cours des premières générations, le fait très important que la fécondité de l'hybride augmente très rapidement après deux ou trois dissociations sexuelles en même temps que la forme même de l'hybride se stabilise. Tout se passe comme dans certaines réactions chimiques; l'épuration du corps composé n'est obtenue que par des dissolutions et des recristallisations successives. La crise sexuelle est donc bien une crise de dissociation moléculaire.

S'il en est ainsi, c'est durant la période sexuelle de l'individu qu'il y a lieu de provoquer les modifications de tensions internes susceptibles d'altérer les qualités héréditaires de la lignée à laquelle il appartient.

L'hérédité des caractères acquis dont Klebs, Mac Dougal et moi-même avons donné plusieurs exemples est précisément la conséquence de modifications accidentelles ou artificielles des tensions internes, propres aux éléments sexuels. J'exposerai ces faits et leurs conséquences générales dans un prochain ouvrage.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
PRÉFACE	I
INTRODUCTION	3

Définitions sommaires. — Nature, valeur et limites du legs. — Caractères discontinus et caractères fluctuants. — Lignées pures et lignées croisées. — Matériel de l'étude expérimentale de l'hérédité.

Distinction des divers modes de l'hérédité : hérédité normale ; hérédité mixte, hérédité en mosaïque et hérédité unilatérale ; hérédité alternante. — Domaines de l'hérédité mixte et de l'hérédité alternante.

LIVRE PREMIER

L'HÉRÉDITÉ NORMALE

CHAPITRE I. — Les lignées pures pédigrées.

Notion de pureté d'après les travaux de Pasteur. — Uniformité de certains groupes d'individus multipliés par bouture, marcotte ou greffe. — Parthénogénèse des Fougères et des Composées. — Régénération nécessaire à la suite d'une multiplication prolongée.

Variabilité due à la fécondation. — Rénovation chromatique des cellules végétatives et préparation des éléments sexuels. — Chromosomes et Pangènes, organes de transmission des caractères héréditaires.

Définition de la lignée pure. — Choix des plantes cultivées et parmi elles des Légumineuses et des Céréales. — Orges pédigrées. — Analyse des caractères fluctuants. — Etablissement des Stambooks.

CHAPITRE II. — Les lois biométriques de l'Hérédité fluctuante.	53
--	----

Comparaison des lignées pures, des lignées croisées et des populations homogènes. — Découverte de relations numériques entre les degrés de développement des caractères fluctuants. — Influence du milieu.

Définition des caractères fluctuants par la continuité. — Séries numériques représentant la loi de déviation; binôme de Quételet appliqué aux phénomènes périodiques.

Premiers travaux de Galton; loi de la Réversion. — *Loi de l'Hérédité ancestrale*; séries proposées par Galton, par Pearson. — Méthode dite des déviations équilibrées. — Analyse de la notion d'équilibre des caractères fluctuants; action et réaction. — *Loi numérique de la Régression*; son emploi pour la sélection.

Etude des corrélations. — Symboles et formules employés en biométrie. — Indice de variabilité ou *déviation standard*. — Coefficients de corrélation de certains caractères du squelette humain. — Corrélation héréditaire. — Indices proposés par Pearson pour évaluer la transmission des caractères chez l'Homme. — Précautions à prendre dans leur emploi.

LIVRE DEUXIÈME

LES HYBRIDES D'ESPÈCES

CHAPITRE III. — L'Hérédité mixte ou la production de nouvelles espèces élémentaires par le croisement.	84
--	----

Définition de l'Hérédité mixte. — Exemples de mélanges de types; populations humaines et métis; couleurs de la peau des mulâtres. — Croisement du Lièvre et du Lapin; histoire des Léporides. — Croisements d'espèces élémentaires de Cobayes; expériences de l'auteur.

Hybrides mixtes de Végétaux. — Histoire des hybrides de l'*Ægilope* et du Blé qui donnent l'espèce jordanienne *Ægilops Speltæformis*. — Hybrides naturels stables de Benoîte.

CHAPITRE IV. — **L'Hérédité en mosaïque ou Hérédité naudinienne** 114

Définition de la Mosaïque des espèces d'après Naudin. — Expériences et observations sur les *Daturas* et les *Linaires* hybrides; loi du retour aux essences spécifiques. — Mosaïque des couleurs des Raisins sur la Vigne à grappes panachées. — Variations de bourgeons des hybrides de Lilas.

Mosaïque des hybrides d'Orges et relations entre la divergence des espèces croisées et la fréquence de la mosaïque. — Caractères spécifiques des Orges cultivées; résultats de leurs croisements. — Avortement des épillets chez les Orges hybrides.

Mosaïque offerte par un métis de Nègre et de Blanc.

CHAPITRE V. — **L'Hérédité unilatérale et la parthénogénèse mâle** 143

Définition et propriétés physiologiques des hybrides unilatéraux. — Pollinisation et fécondation; fruits sans pépins.

Expériences de Millardet; faux hybrides de Fraisiers. — Hybrides ne possédant que les caractères paternels. — Hybrides à caractères maternels. — Confirmation des expériences par Solms Laubach. — Influences relatives du père ou de la mère sur l'hybride. — Hybrides unilatéraux de Ronces, de Vigne et de Vigne-Vierge, de Broméliacées.

Hérédité unilatérale et parthénogénèse mâle; interprétation de Giard. — Hybrides de Grenouilles et de Crapauds.

Considérations générales sur l'hérédité mixte, l'hérédité en mosaïque et l'hérédité unilatérale. . .

CHAPITRE VI. — **La pérennité et l'hétérogénéité des tissus des hybrides** 172

Hybrides stériles de Digitales; propagation indéfinie par marcottes, boutures ou greffes des hybrides stériles.

Mélange intime des tissus des parents dans les hybrides. — Mosaïque des éléments sexuels d'après Naudin.

Structure anatomique des hybrides. — Recherches

de Mac-Farlane. — Répartition des chromosomes du *Drosera intermedia* d'après Rosenberg, dans les hybrides de *Hieracium* d'après Ostenfeld. — Applications à la recherche de la généalogie des Blés cultivés.

Théorie de la coalescence des plasmas de M. Armand Gautier.

LIVRE TROISIÈME

LES CROISEMENTS DE VARIÉTÉS

CHAPITRE VII. — Les règles de l'Hérédité alternante ou Hérédité mendélienne. 199

Définition de l'hérédité alternante. — Indépendance des caractères de Variétés d'après Sageret; exemples fournis par les Melons et le Chou-Raifort.

Expériences de Mendel; leur intérêt passe inaperçu jusqu'en 1900. — Précautions prises dans le choix du matériel; étude du genre *Pisum*; variétés régressives de Pois.

Décomposition en couples de caractères différents des traits des lignées croisées. — Protection contre les croisements accidentels. — Caractères dominants et caractères récessifs. — Disjonctions en seconde génération suivant la proportion trois dominants pour un récessif.

Résultats des expériences de Mendel. — Tableau récapitulatif des disjonctions d'un monohybride . .

CHAPITRE VIII. — Les Caractères de Variétés et leur transmission héréditaire. 229

Irrégularités du croisement des Haricots. — Conditions favorables présentées par les Orges de Brasserie; technique expérimentale des croisements. — Résultats obtenus par le croisement des variétés d'une même espèce élémentaire; par le croisement de variétés dérivées de deux espèces élémentaires différentes. — Plantes hétérozygotes; causes de leur stabilité. — Utilisation des règles de Mendel pour l'appréciation des affinités des lignées.

Variétés et anomalies; leur classification d'après

Moquin-Tandon. — Modes d'hérédité alternante présentés par les variétés de coloration, de pilosité, de consistance, de taille. — Modes d'hérédité alternante présentés par les anomalies graves : fascies, bourgeonnement foliaire, pélurie, duplicature et avortement.

Théorie de la présence et de l'absence d'un caractère.

CHAPITRE IX. — Les hypothèses de Mendel et les règles de la disjonction des polyhybrides mendéliens. 261

Hypothèse de Mendel relative à la constitution des éléments sexuels des hybrides. — Addition des caractères et des chromosomes dans les cellules végétatives; séparation des espèces au cours de la renouation sexuelle; disjonctions. — Formules de la ségrégation sexuelle d'un monohybride. . . .

Hypothèse de l'indépendance des caractères manifestée dans les éléments sexuels. — Formules de ségrégation des polyhybrides mendéliens. — Vérifications expérimentales.

Opposition entre la discontinuité des caractères mendéliens et la continuité des caractères fluctuants. — Extension illégitime des règles de Mendel aux croisements de Haricots. — Multiplicité des facteurs de la coloration jaune ou noire des grains de Blé et d'Avoine. — L'hypothèse ne peut être étendue sans danger aux caractères continus et fluctuants. .

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS 287

4375-8-19. — PARIS. — IMP. HEMMERLÉ & C^{ie}
Rue de Damiette, 2, 4 et 4 bis.

HC 2QA4 S

2.Am.135.

Les problemes de l'heredite exp1919

Countway Library

AUW5042



3 2044 045 240 967

WILKES
BINDER
BOSTON

2.Am.135.

Les problemes de l'heredite exp1919

Countway Library

AUW5042



3 2044 045 240 967